

*Untersuchungen
über die verschiedene Gestalt
der Schuppen beim Karpfen,
Cyprinus carpio L.*

(nach Beobachtungen an Schuppenkarpfen)

*Inauguraldissertation der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen
zur Erlangung des Doktorgrades*

vorgelegt von WALTER DÜRR aus Bad Wimpfen

Radebeul - Neumann Verlag - 1957



Als Dissertation genehmigt von der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Erlangen

Tag der mündlichen Prüfung: 30. November 1955

Dekan: Universitätsprofessor Dr. Th. Schneider

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Wunder

Sonderdruck aus: Zeitschrift für Fischerei und deren Hilfswissenschaften

Band V, N. F. (1956), Heft 5/6, April 1957

Aus der Untersuchungsstelle für Teichwirtschaft am Zoologischen Institut
der Universität Erlangen (Leiter: Prof. Dr. Wunder)

Untersuchungen über die verschiedene Gestalt der Schuppen beim Karpfen, *Cyprinus carpio* L.

(nach Beobachtungen an Schuppenkarpfen)

Von Walter Dürr, Bad Wimpfen

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	326
A. Beschuppungsbild des Schuppenkarpfens	326
B. Schuppenzahl	332
C. Schuppengröße	336
D. Morphologie der Schuppen	340
1. Wachstumsringe	340
2. Wachstumszentrum	342
3. Radian	344
4. Felder	346
5a. Winterringe	348
5b. Wachstumsrückberechnung	350
E. Entwicklung der Schuppe	359
1. Phylogenetische Entwicklung der Cycloidschuppe	359
2. Zur Ontogenie der Schuppe	361
3. Die Formenentwicklung der Karpfenschuppe	362
F. Die Schuppenform	364
I. Ursprüngliche Schuppen	365
1. Normaltyp	365
2. Hexagonaltyp	367
3. Rhomboidtyp	369
4. Trapezoidtyp	371
5. Mitteltyp	372
6. Wölbungstyp	374
7. Schultergürteltyp	376
8. Ellipsentyp	378
9. Füllschuppentyp	381
10. Übergangsformen	382
11. Hemmungsgrade	384
II. Veränderte Schuppen	384
1. Ersatzschuppen	384
2. Schuppen ohne Wachstumszentrum	387
3. Pathogene Typen	397
G. Zusammenfassung und Schluß	405
H. Literaturverzeichnis	407
J. Anhang	408

Einleitung

Die Schuppen der Fische sind schon häufig Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Über die historische Entwicklung der Schuppenforschung, besonders aber der Frage- und Problemstellungen gibt Hase (10a) einen ausführlichen Überblick. Hieraus ist zu entnehmen, daß die Formverschiedenheit der Schuppen verschiedener Fischarten schon sehr früh als systematisches Merkmal Beachtung gefunden hat. So konnte Agassiz (1) unterscheiden zwischen Placoid-, Ganoid-, Cycloid- und Ctenoidschuppen (1840). Von diesen Feststellungen ausgehend war man zu einer mehr morphologisch-histologischen Betrachtung der Schuppen gekommen. Gegen Ende des vorigen Jahrhunderts wurden besonders Fragen der ontogenetischen wie auch der phylogenetischen Entwicklung behandelt, und schließlich waren es vornehmlich die Probleme der Altersbestimmung der Fische, zu denen man die Schuppe heranzog.

Den verschiedenen Ausbildungsformen einer solchen „Schuppenart“ wurde jedoch bisher noch keine Beachtung geschenkt. Zwar erkannte man, daß sich die Cycloid-schuppe als Schuppenart von der Ctenoidschuppe unterschied, doch daß die Cycloid-schuppe in verschiedener Ausbildung bei ein und demselben Fisch vorliegen kann, blieb dabei unberücksichtigt. Diese Lücke für die Cycloidschuppe des Schuppenkarpfens zu schließen, soll der Zweck der vorliegenden Untersuchungen sein.

Eine solche Fragestellung erfordert in erster Linie die genaue Untersuchung aller Schuppen eines Fisches. Im Hinblick darauf mußte auf die Bearbeitung eines großen Fischmaterials verzichtet werden, dafür aber wurde der Einzelschuppe sowohl in der Ausbildung ihrer Form als auch ihrer morphologischen Eigenheiten größte Aufmerksamkeit zuteil. Eine solche neuartige Betrachtungsweise hatte zur Folge, daß über die Ausbildung verschiedener Formen und deren Beschreibung hinaus auch bereits gelöste Probleme von diesen Aspekten aus noch einmal überarbeitet werden mußten.

Eine solche in verschiedenste Richtung gehende Untersuchung bedingt für jede Einzeluntersuchung und damit jedes Kapitel eine Veränderung der Untersuchungsmethoden. Es ist daher auf die jeweilige Untersuchungsmethode eigens verwiesen. Auch die Angaben über das verwendete Material finden sich in den entsprechenden Kapiteln. Die Maße und Formverhältnisse der untersuchten Fische jedoch wurden in Tabellen des Anhangs zusammenfassend dargestellt, um Vergleiche zu ermöglichen. Die Besprechung der einschlägigen Literatur erfolgt einer besseren Übersicht wegen jeweils zu Beginn der einzelnen Abschnitte.

A. Beschuppungsbild des Schuppenkarpfens

Die Anordnung der Schuppen in Längs- und Diagonalreihen läßt das Grundschema des Beschuppungsbildes deutlich erkennen. Jede einzelne Schuppe wird durch eine sowohl in der Diagonalreihe wie auch in der Längsreihe oralwärts gelegene Schuppe teilweise überdeckt. Diese dachziegelartige Beschuppung, wie sie bei allen regulär beschuppten Fischen vorliegt, führt im Schuppenbild zur Ausbildung des bedeckten und unbedeckten Teils der Schuppe. Von den Auswirkungen der Beschuppungsart auf die Schuppe selbst ist im Kapitel Morphologie der Schuppe die Rede. Was die Beschuppungsart betrifft, so hat Hase (10a) die Probleme weitgehend klargestellt und beschrieben, so daß sich eine weitere Besprechung erübrigt.

Im Rahmen dieser Untersuchungen soll jedoch besonders ein Fragenkomplex bearbeitet werden, der meines Wissens bisher noch keine nähere Betrachtung gefunden hat. Durch Vergleich der Reihenzahl bei Teich- und Flußkarpfen ist hier zunächst festzustellen, ob infolge der unterschiedlichen Körperhöhe eine Veränderung in der Anzahl der Reihen eintritt. Weiterhin ergibt sich die Frage, ob diese verschiedenen Körperformen auf den Verlauf der einzelnen Schuppenreihen verändernden Einfluß ausüben. Um diese Frage zu beantworten, wurde der Verlauf der einzelnen Schuppenreihen bei Teich- und Flußkarpfen vergleichend zusammengestellt.

Der Verlauf der Längsreihen

Seitenlinie

Beim Teichkarpfen beginnt die Seitenlinie etwa in Höhe der Wirbelsäule, verläuft bis etwa zur achten oder neunten Schuppe in ventraler Richtung, um sodann in fast einfacher gerader Linie zur Mitte des Schwanzstieles zu ziehen. Sie beschreibt also einen nach unten gerichteten leichten Bogen, den wir in ähnlicher Weise aber in zunehmendem Maße bei anderen Reihen unterhalb der Seitenlinie finden. Beim Flußkarpfen finden wir als orales Ende der Seitenlinie dieselbe Stelle wie bei den Teichkarpfen. Ein ähnlich in ventraler Richtung ausgebildeter Bogen ist auch hier vorhanden, doch sein Verlauf ist infolge der geringen Höhenproportion des Körpers hier etwas flacher und gleichmäßiger. Schuppe 1 und 2 stehen im allgemeinen direkt hintereinander, wogegen der Bogen sich bei der 3. Schuppe langsam entwickelt. Der ventralste Punkt dieser Reihe liegt zwischen der 20. und 25. Schuppe. Entsprechend dem Verlauf dieser Reihe beim Teichkarpfen, endet auch beim Flußkarpfen die SL-Reihe in der Mitte des Schwanzstiels.

Erste Reihe oberhalb der Seitenlinie (AO)

Die erste Reihe oberhalb der Seitenlinie verläuft beim Teichkarpfen vom oberen Rand des Operculums zunächst fast gerade in caudaler Richtung bis etwa zur 5. Schuppe. Erst von hier aus biegt sie leicht in ventraler Richtung ab, um dann etwa von der 10. Schuppe ab bis zum Grund der Schwanzflosse weiterzuziehen. Infolge der relativ großen Schuppenbreite der ersten Schuppen wird der leichte Bogen der Seitenlinie bereits hier etwas ausgeglichen. Ganz allgemein scheint diese Reihe sowohl beim Teich- wie auch beim Flußkarpfen die am meisten gerade verlaufende zu sein. Ebenfalls beim Flußkarpfen beginnt sie an der dorsalen Ecke des Operculums. Die erste Schuppe steht etwas oralwärts vorgerückt im Vergleich zur ersten Schuppe der Seitenlinie. Die 2. Schuppe dieser Reihe bezeichnet den dorsalen Gipfelpunkt, und von hier aus beschreibt auch die AO-Reihe einen leichten Bogen in ventraler Richtung, der bis zur 7. Schuppe etwas stärker verläuft, um sich dann bis zur Schwanzflosse fortlaufend abzuflachen.

Zweite Reihe oberhalb der Seitenlinie (BO)

Die zweite Reihe oberhalb der Seitenlinie erfährt beim Teichkarpfen von ihrem Ursprung unmittelbar oberhalb des dorsalen Operculumrandes zunächst eine leichte Beugung in dorsaler Richtung und von hier aus (Schuppe 5—6) eine flache Biegung in ventraler Richtung. Weiterhin verläuft sie parallel den bisher besprochenen Reihen, um am Grunde der Schwanzflosse zu endigen. Auch beim Flußkarpfen beginnt diese Reihe etwas über dem oberen Rand des Operculums und verläuft in leicht dorsaler Richtung bis zur 5. Schuppe. Sie setzt sich fort in einem leicht ventral gerichteten Bogen, um mit dem Grund der Schwanzflosse abzuschließen. Wie beim Teichkarpfen, so scheinen auch die Schuppen des Flußkarpfens an dieser Stelle des Bestreben zu haben, den schwach nach unten gewölbten Reihenverlauf durch entsprechende Größe auszugleichen.

Dritte Reihe oberhalb der Seitenlinie (CO)

War der Anfang der ersten Reihen noch an der Körperseite gelegen, so beginnt die 3. Reihe schon eher auf der Stirnseite. Sie verläuft beim Teichkarpfen in einem Bogen in dorsaler Richtung erreicht bei der 6. bis 7. Schuppe den höchsten Punkt, um sodann an der Körperseite bis zum Schwanzstielende hinzuziehen. Hinter der Rückenflosse sind es die Schuppen dieser Reihe, welche die obere Kante des Schwanzstieles bedecken. Sie erreichen mit ihrem Dorsalrand die Rückenlinie. Ebenfalls beim Flußkarpfen liegt der Reihenbeginn eher auf der Stirnseite. In einem leichten Bogen zieht auch diese Reihe

zunächst bis zur 6. bis 7. Schuppe in dorsaler Richtung, um von hier aus fast gerade zur Schwanzflosse zu verlaufen. Mit dem Beginn des Schwanzstieles bedecken auch diese Schuppen die dorsale Schwanzstielkante.

Vierte Reihe oberhalb der Seitenlinie (DO)

Diese Reihe zieht von der Oberseite des Kopfes etwa parallel der Rückenflosse nach hinten, um sodann auf Höhe der 5. bis 7. Schuppe leicht auf die Seitenfläche abgelenkt zu werden. Sie berührt beim Teichkarpfen das caudale Ende der Rückenflosse und setzt sich dahinter fort in den Mittelschuppen der Rückenlinie. Beim Flußkarpfen beginnt diese Reihe ebenfalls auf der Stirnseite und verläuft bis zur 8. oder 10. Schuppe in leicht dorsaler, der Rückenlinie des Fisches folgender Richtung. Von hier aus setzt sie sich weiter fort in einem leicht dorsalwärts gerichteten Bogen bis zum Ende der Rückenflosse, um dann, mit Mittelschuppen die Rückenlinie des Schwanzstieles bedeckend, bis zum Beginn der Schwanzflosse zu verlaufen.

Fünfte Reihe oberhalb der Seitenlinie (EO)

Der Beginn der Reihe liegt auf der Rückenlinie und sie verläuft beim Teichkarpfen bis etwa zur 5. Schuppe auf derselben. Von hier an wandert diese Reihe langsam aus der Mittellinie heraus und zieht nach beiden Körperseiten. Die Schuppen sind zunächst, ihrer Lage auf der Rückenlinie entsprechend, im Querschnitt gewölbt und U-förmig ausgebildet. Mit dem Reihenverlauf nach der Seite verschiebt sich diese Wölbung innerhalb der Schuppe mehr und mehr dorsalwärts, bis die Schuppe ganz auf der Körperseite gelegen ist und im Querschnitt nur noch einer relativ schwachen Körperwölbung folgen muß. Die EO-Reihe verläuft weiterhin seitlich der Rückenflosse und wird mit deren Ende abgeschlossen. Beim Flußkarpfen beginnt diese Reihe ebenfalls in der Mitte der Rückenlinie, um sodann mit der 5. Schuppe nach der Seite abzubiegen. Die vierte noch auf der Rückenseite liegende Schuppe ist also noch beiden Körperseiten gemeinsam, während bereits ab der 5. Schuppe die Gabelung nach beiden Körperhälften erfolgt. Bei Betrachtung des Reihenverlaufes von der Rückenseite her ist sehr deutlich festzustellen, wie sich die beiden Hälften der EO-Reihe zunächst durch Verlagerung auf die Körperseiten voneinander entfernen, um mit dem Ende der Rückenflosse wieder eine gegenseitige Annäherung zu erfahren.

Sechste Reihe oberhalb der Seitenlinie (FO)

Während die 5. Reihe beim Teichkarpfen ihren Ursprung unmittelbar am Hinterende des Kopfes nahm, beginnt die 6. Reihe an der Stelle, wo sich die 5. Reihe gabelt. Meist findet sich zwischen der 5. und 6. Schuppe der 5. Reihe die 1. Schuppe der 6. Reihe angelegt. Die FO-Reihe verläuft weiter der Rückenlinie entlang, um sich unmittelbar vor Beginn der Rückenflosse nach der linken wie auch nach der rechten Körperseite aufzuteilen. Sie verläuft am Grunde der Rückenflosse und findet mit dem Ende dieser Flosse ihren Abschluß. Auch beim Flußkarpfen beginnt diese Reihe an der Gabelung der EO-Reihe. Diese Stelle liegt hier etwa bei $\frac{1}{3}$ der Gesamtentfernung Kopfende — Beginn der Rückenflosse. An der Rückenlinie entlang verlaufend teilt sich auch hier die Reihe, um unmittelbar neben der Rückenflosse bis zu deren caudalem Ende zu verlaufen.

Erste Reihe unterhalb der Seitenlinie (AU)

Am Schultergürtelknochen findet sich in caudaler Richtung vorspringend ein flügelartiger Knochenfortsatz. An dem dorsalen Beginn dieses Flügelsansatzes entspringt beim Teichkarpfen die 1. Reihe unterhalb der Seitenlinie. Sie verläuft zunächst in ventraler Richtung bis zur 6. bzw. 8. Schuppe. Von hier aus wendet sie sich wie die Seitenlinie, um in einer Geraden bis zum Grund der Schwanzflosse weiter zu führen. Zwischen dem

Reihenverlauf oberhalb und unterhalb der Seitenlinie ergibt sich hier folgender wichtiger Unterschied. Der Verlauf der Seitenlinie ist beim Fisch anatomisch festgelegt. Sie ist ventralwärts leicht gekrümmt und steht so im Gegensatz zur dorsalen Krümmung der Rückenlinie, wohl aber in gleichartiger Tendenz zur Bauchlinie. Die zwischen diesen drei Linien liegenden Schuppenreihen müssen durch ihren Verlauf und durch die Breite

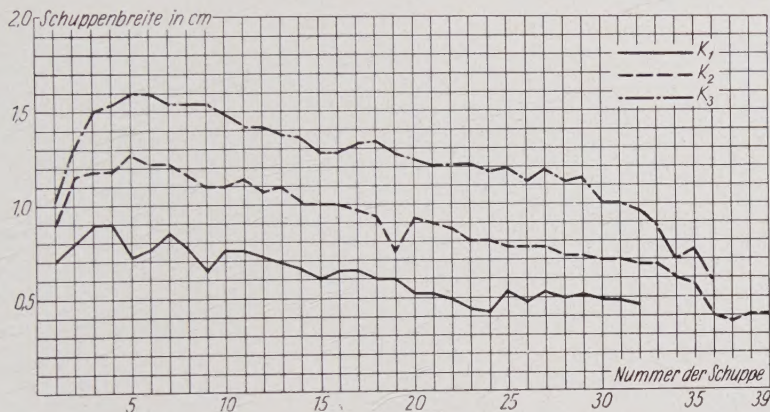


Abbildung 1

Größenverhalten der einzelnen Schuppen in der ersten Reihe unterhalb der Seitenlinie beim Flußkarpfen.

Die eingehende Besprechung aller Abbildungen befindet sich im Text.

Wenn nicht besonders vermerkt, stammen die Schuppenabbildungen von K₂ aus Teich oder Fluß.

Um einen Anhalt über die Größenverhältnisse zu geben, ist die oral-caudale Ausdehnung als Schuppenlänge angegeben.

ihrer Schuppen einerseits eine Gegenläufigkeit (oberhalb der Seitenlinie) ausgleichen und sich andererseits einer Gleichartigkeit im Linienvverlauf (unterhalb der Seitenlinie) anpassen. Wir finden deshalb oberhalb der Seitenlinie relativ breite Schuppen und der Verlauf der einzelnen Reihen wandelt sich von ventraler Biegung (in der Nähe der Seitenlinie) in dorsale Biegung (in der Nähe der Rückenlinie) um. Unterhalb der Seitenlinie dagegen ist eine derartige Umkehrung des Reihenverlaufs nicht nötig und die Schuppenbreite bleibt hinter derjenigen von Schuppen oberhalb der Seitenlinie zurück. Sie ist innerhalb der Längsreihen geringeren Schwankungen unterworfen. Auch beim Flußkarpfen ist der besprochene Flügelansatz der Ursprung der AU-Reihe. Sie verläuft auch hier in leicht ventraler Richtung, um in einem leichten, jedoch fast gleichmäßigen Bogen entlang der Seitenlinie zum Grund der Schwanzflosse zu ziehen.

Zweite Reihe unterhalb der Seitenlinie (BU)

Beim Teichkarpfen beginnt diese Reihe an der Verbreiterung des Flügelfortsatzes am Schultergürtel. Von hier aus setzt sie sich in einem ventralwärts gekrümmten Bogen weiter fort, um bei der 7. bis 8. Schuppe den tiefsten Punkt zu überschreiten und von hier aus leicht ansteigend an der Schwanzflosse zu enden. Beim Flußkarpfen liegen die Verhältnisse ähnlich. Bei gleichem Ursprung der Reihe liegt die tiefste Stelle bei der 10. bis 15. Schuppe. Auch sie verläuft bis zum Grunde der Schwanzflosse. Es besteht die sichtbare Tendenz, den etwas stärkeren Bogen der Seitenlinie gegenüber der Bauchlinie durch Verbreiterung der Schuppen 1 bis 10 etwas auszugleichen.

Dritte Reihe unterhalb der Seitenlinie (CU)

Die dritte Reihe unterhalb der Seitenlinie entspringt beim Teichkarpfen an dem caudalem Ende des Knochenflügels noch oberhalb der Brustflosse. Leicht ventral gekrümmt zieht sie nach hinten und führt als letzte Reihe noch relativ unverändert am hinteren Ende der Afterflosse vorbei, um sich im Schwanzstiel mit Kantenschuppen fortzusetzen. Auch diese greifen bis zur Mitte der Bauchlinie vor. Es ist die letzte

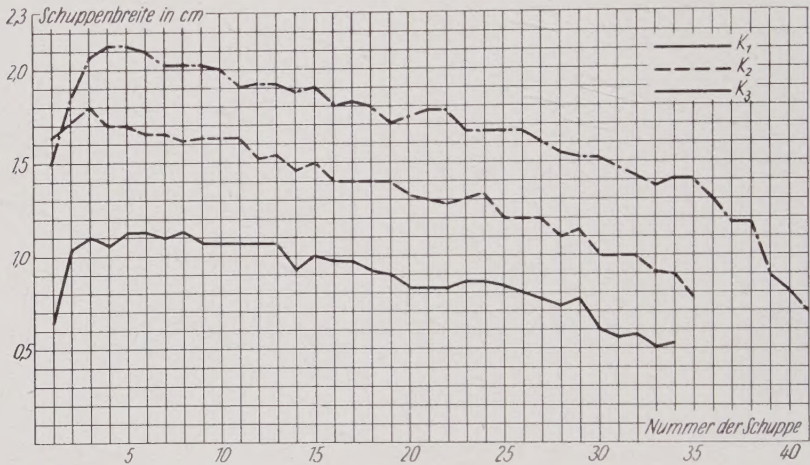


Abbildung 2

Größenverhalten der einzelnen Schuppen in der ersten Reihe unterhalb der Seitenlinie beim Flußkarpfen.

ventrale Reihe, die bis zur Schwanzflosse durchläuft und insofern besonders interessant, als hier noch eine voll ausgebildete Randpigmentierung im Caudalfeld der Schuppen vorhanden ist. Beim Flußkarpfen entspringt und verläuft sie in ähnlicher Weise. Der tiefste Punkt liegt bei der 8. Schuppe. Auch hier setzt sie sich in Kantenschuppen des Schwanzstieles weiter fort. Wie bei Teichkarpfen ist es die letzte Reihe mit deutlich ausgeprägter Pigmentierung.

Vierte Reihe unterhalb der Seitenlinie (DU)

Die vierte Reihe unterhalb der Seitenlinie nimmt beim Teichkarpfen ihren Ursprung in einem Dreieck, das von dem bereits erwähnten Knochenflügel und der Brustflosse gebildet wird. In der Gegend der Bauchflosse, auf Höhe der 6. bis 8. Schuppe dieser Reihe, liegt der tiefste Punkt. Leicht ansteigend setzt sich die Reihe weiter fort und wird in der Mitte der Afterflosse unterbrochen. Hinter dieser Flosse jedoch sind es die Mittelschuppen der Bauchlinie, welche diese Reihe bis zum Beginn der Schwanzflosse fortsetzen. Innerhalb der vergleichenden Betrachtung läßt sich weitgehende Übereinstimmung im Verlauf dieser Reihe bei Teich- und Flußkarpfen finden. Der tiefste Punkt der Reihe liegt in Höhe der 10. Schuppe. Die vorläufige Unterbrechung der Reihe liegt jedoch beim Flußkarpfen häufig mehr caudalwärts an der Afterflosse. Die Schuppen der Bauchlinie setzen die DU-Reihe hinter der Afterflosse bis zum Beginn der Schwanzflosse weiter fort.

Fünfte Reihe unterhalb der Seitenlinie (EU)

Beim Teichkarpfen beginnt diese Reihe unmittelbar hinter dem Wulst des Brustflossengrundes. Sie verläuft leicht in ventraler Richtung gekrümmt, weitestgehend ungestört an der Bauchflosse vorbei und steigt langsam dorsalwärts, dem Verlauf der Bauchlinie folgend, um mit Beginn der Afterflosse zu endigen. Beim Flußkarpfen hat sie den gleichen Ansatzpunkt wie beim Teichkarpfen und verläuft hier entlang der

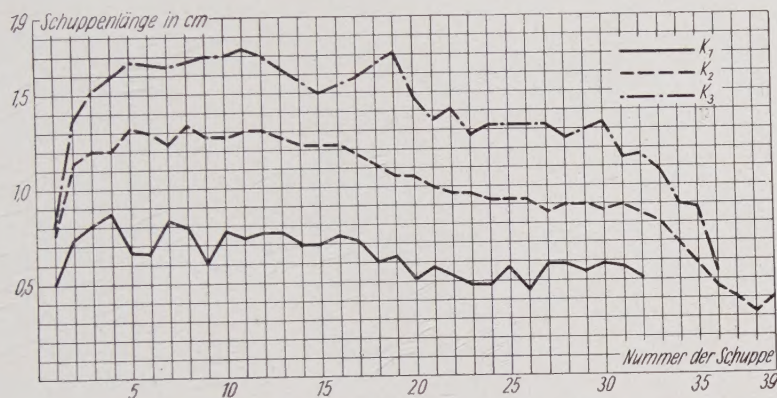


Abbildung 3

Größenverhalten der einzelnen Schuppen in der ersten Reihe unterhalb der Seitenlinie beim Flußkarpfen.

deutlicher als beim Teichkarpfen ausgebildeten Körperseiten-Bauchkante nach hinten. Die EU-Reihe zieht an der Bauchflosse seitlich vorbei und endet in der Mitte der Afterflosse.

Sechste Reihe unterhalb der Seitenlinie: (FU)

Die sechste Reihe unterhalb der Seitenlinie beginnt beim Teichkarpfen hinter der Brustflosse, etwas ventralwärts vor deren Ansatzpunkt. Sie zieht zunächst weiter bis zum Grund der Bauchflosse, um dahinter sich weiter fortzusetzen bis zu den ersten Ansatzpunkten der Afterflosse. Sowohl die 5. wie auch die 6. Reihe unterhalb der Seitenlinie verlaufen über stärkere Körperwölbung. Beim Flußkarpfen beginnt diese Reihe an derselben Stelle wie beim Teichkarpfen. Infolge der oben erwähnten Körperseiten-Bauchkante ist diese Reihe beim Flußkarpfen jedoch mehr auf der Bauchseite gelegen. Sie verläuft unter Ausbildung verkleinerter Schuppen an der Bauchflosse vorbei und endet mit dem Beginn der Afterflosse.

Regionen

Das Beschuppungsbild auf der Bauchseite der Karpfen wurde infolge des Fehlens eines geordneten Reihenverlaufs in Regionen eingeteilt und als solche besprochen. Hier soll lediglich die Ausdehnung der einzelnen Regionen klar umrissen werden. Die Benennung der Regionen erfolgte nach der Lage am Körper bzw. nach den entsprechenden Flossen. Die Kopfregion beginnt mit den ersten Schuppen an der Unterseite des Kopfes und wird seitlich von den Kiemendeckelknochen abgegrenzt. Der caudale Abschluß dieser Region ist durch den Beginn des Brustflossengrundes gegeben. Die Brustregion erstreckt sich vom caudalen Abschluß der Brustflossen bis zum oralen Ansatzpunkt der

Bauchflossen. Die Bauchregion beginnt hinter den Bauchflossen und endet mit dem Beginn der Afterflosse. Brust- und Bauchregion werden jeweils seitlich von den FU-Reihen begrenzt.

Nach dieser Besprechung darf zusammenfassend festgestellt werden, daß bei den verschiedenen Karpfentypen und Körperformen hinsichtlich der Reihenzahl wie auch des Reihenverlaufes keine nennenswerten Unterschiede bestehen. Beginn und Ende sowie auch der jeweilige Verlauf der Längsseiten sind demnach sowohl bei Teich- wie auch bei Flußkarpfen annähernd gleich. Was die Anzahl der Längsreihen bei Teich- und Flußkarpfen betrifft, so konnte auch hier weitgehende Übereinstimmung gefunden werden. Es sind sowohl beim Flußkarpfen wie auch beim hochrückigen Teichkarpfen sechs Längsreihen oberhalb der Seitenlinie sowie weitere sechs Längsreihen unterhalb der Seitenlinie typisch ausgebildet.

Nur in einem Falle konnten bei einem Teich-K₂ einige wenige Schuppen als Zwischenreihe gefunden werden. Das Auftreten dieser Schuppen mag jedoch ebenso eine Abnormität darstellen, wie der ebenfalls einmal festgestellte leicht veränderte Verlauf einer Reihe. Da sich in keinem dieser beiden Fälle Regenerate finden ließen, ist anzunehmen, daß eine mechanische Einwirkung schon vor oder zu Beginn der Bildung ursprünglicher Schuppen stattgefunden hat und so für die abnorme Entwicklung einmal einiger kleinerer Schuppen, zum andern für die Änderung des normalen Reihenverlaufes verantwortlich zu machen ist. Demnach ist zu folgern, daß die hochrückige Entwicklung eines Schuppenkarpfens zumindest auf die Zahl der Längsreihen keinen Einfluß ausübt, sondern daß vielmehr die Schuppe selbst auf eine Höhenentwicklung des Körpers mit einem intensiveren Wachstum in der Breitendimension reagiert.

B. Schuppenzahl

Um bezüglich der Schuppenzahl bei den einzelnen Karpfen statistisch gesicherte Untersuchungen liefern zu können, ist die Bearbeitung eines größeren Materials erforderlich. Bei der Beschaffung der Fische jedoch traten Schwierigkeiten auf insofern, als der Schuppenkarpfen in deutschen Teichwirtschaften nur vereinzelt gezüchtet wird. Nun hatte Herr Professor Wunder im Rahmen anderer Untersuchungen in Jugoslawien 1953 die Freundlichkeit, von dort das für diese Bearbeitung nötige Material zu beschaffen. Zur vergleichenden Bearbeitung der Schuppen hinsichtlich ihrer Zahl war es vor allem nötig, Fische zu verwenden, die auch nur annähernd aus derselben Gegend stammen, ja sogar möglichst die Teichkarpfen aus demselben Teich, die Flußkarpfen aus demselben Fließgewässer. Nur in der Erfüllung solcher Bedingungen ist eine vergleichbare Basis geschaffen, auf der sich zumindest gewisse Grundthesen herausarbeiten lassen. Zur Bearbeitung der die Einzelschuppe betreffenden Fragen, insbesondere beim gleichen Fisch, reichte das Material aus. Es kann jedoch Gegenstand späterer Untersuchungen sein, die Fragen bezüglich der Schuppenzahl statistisch zu erfassen. Zur Klärung der Hauptfragen standen acht Fische aus Jugoslawien zur Verfügung, davon waren fünf Flußkarpfen aus der Donau bei Apatin, drei Teichkarpfen aus einer Teichwirtschaft in Ečka. Die Fische verteilten sich auf die Altersklassen 1 bis 3.

Für die einzelnen Fische wurde in der Tabelle 1 die Gesamtzahl der Schuppen, ausgehend von der Zahl derselben auf einer Körperhälfte des Fisches, dargestellt. Dabei wurde beachtet, daß solche Schuppen, die sowohl der einen wie der anderen Körperseite angehören können, also die Mittelschuppen der Rücken- oder der Bauchlinie, nur einmal gezählt wurden. An den relativ großen Abweichungen der Gesamtschuppenzahl (bei den Flußkarpfen 1126 beim Fluß-K₃, 1292 beim Fluß-K₂, wie auch bei den Teichkarpfen mit 994 bei Teich-K₁ und 1180 beim Teich-K₃) mag erkannt werden, daß die Zahl der Schuppen bei den einzelnen Fischen individuellen Schwankungen unterliegt. Dennoch könnte aber die Schuppenzahl mit zunehmendem Alter sich vergrößern.

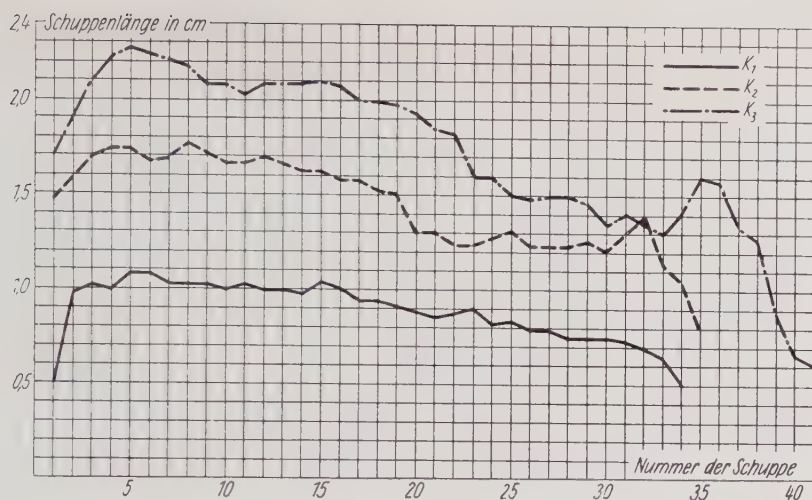


Abbildung 4

Größenverhalten der einzelnen Schuppen in der ersten Reihe unterhalb der Seitenlinie beim Flußkarpfen.

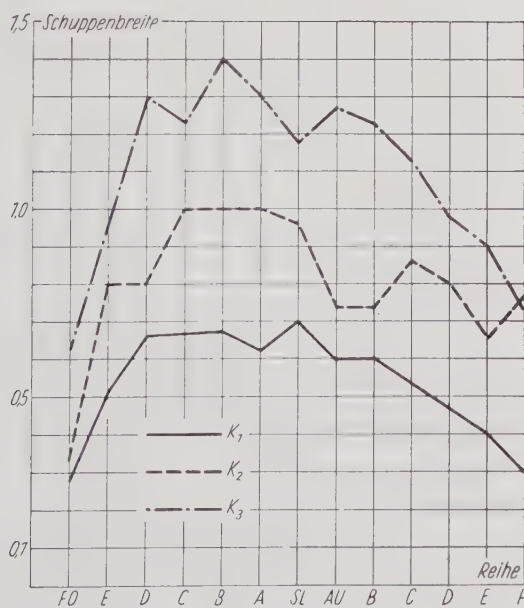


Abbildung 5

Größenverhalten der einzelnen Schuppen in der 19. Diagonalreihe.
Veränderungen in der Breite der Schuppen beim Flußkarpfen.

Tabelle 1

Schuppenzahl der untersuchten Schuppenkarpfen

Fisch Nr.	Gewässer	Alter	Schuppenzahl $\frac{1}{2}$	schuppenzahl Gesamt-
725	Fluß	K ₁	565	1130
726	Fluß	K ₁	586	1172
727	Fluß	K ₂	625	1250
728	Fluß	K ₂	646	1292
729	Fluß	K ₃	563	1126
203	Teich	K ₁	497	994
202	Teich	K ₂	506	1012
201	Teich	K ₃	590	1180

Nach vorliegenden Untersuchungen kann dazu festgestellt werden, daß sich mit zunehmendem Alter offenbar die Zahl der Schuppenreihen nicht verändert. Lediglich die Zahl der in diesen Reihen liegenden Schuppen mag einer allgemein zunehmenden Tendenz folgen, wobei aber die Anlagen der noch hinzukommenden Schuppen genetisch festgelegt sein können oder nicht.

Eine Zunahme ist in der Tabelle zu erkennen bei den Flußkarpfen vom K₁ zum K₃, bei den Teichkarpfen vom K₁ bis zum K₃. Wie aber die Tabelle weiter erkennen läßt, liegt die Zahl der Körperschuppen beim Fluß-K₃ auffallend niedrig, sogar unter derjenigen der beiden Fluß-K₁. Diese Feststellung mag das Auftreten stärkerer individueller Schwankungen schon bei der Anlage der Schuppen bestätigen. Im Rahmen dieser Untersuchung und mit den wenigen diesbezüglichen Beobachtungen ist durchaus nicht beabsichtigt, das Problem der Zunahme der Schuppenzahl mit dem Altern der Fische klären zu wollen. Es sind dazu vergleichende Untersuchungen nötig, die eine größere Zahl von Fischen fortlaufend durch mehrere Jahre überprüfen.

Die mittlere Gesamtschuppenzahl aller untersuchten Fische liegt bei 1144,4. Die Gesamtschuppenzahl der Teichkarpfen scheint kleiner zu sein als diejenige der Flußkarpfen. Aus dieser Feststellung läßt sich — allerdings mit der nötigen Vorsicht — folgern, daß die vergrößerte Körperfläche und damit die allgemein bekannte Hochrückigkeit der Teichkarpfen offensichtlich keinen Einfluß auf die Zahl der Schuppen hat. Die vergrößerte Schuppenzahl der Flußkarpfen mag in der Einwirkung von Umweltfaktoren begründet sein.

Wie bereits früher festgestellt werden konnte, sind die Schuppen am Körper des Fisches im allgemeinen in feste Reihen eingeordnet. Die zahlenmäßige Verteilung der Schuppen in diesen einzelnen Reihen ist in der Tabelle 2 festgehalten. Man kann daraus entnehmen, daß die Zahl der Schuppen in den Reihen aus der Gegend der Seitenlinie AO bis DO sowie AU bis FU bei Teich- und Flußkarpfen keine allzugroßen Unterschiede aufweist. Im Mittelwert bezogen auf alle Fische nimmt die Schuppenzahl mit geringen Schwankungen von der Seitenlinie aus bis zur DO-Reihe zu, um sodann sehr schnell wieder abzunehmen, was als eine Folge der sich nun verkürzenden Reihen gedeutet wird. Unterhalb der Seitenlinie nimmt die Zahl der Schuppen im Mittel mit geringen Schwankungen gegen die FU-Reihe hin ab. Ebenso vermindert sich die Zahl der Schuppen von der Kopfreion zur Bauchregion hin. Abweichend von diesen Mittelwerten zeigt der Vergleich zwischen Teich- und Flußkarpfen in den Reihen EO und FO sowie in der Brustregion und vor allem der Bauchregion eine deutlich geringere Schuppenzahl bei den Teichfischen. Es mögen Zusammenhänge bestehen zwischen dieser verminderten Anlage von Schuppen und der verschieden starken Körperwölbung beider Karpfentypen. Dabei kann man voraussetzen, daß infolge des beinahe „walzenförmigen“ Flußkarpfenkörpers der Anteil stärkerer Wölbungsflächen vergrößert wird, und in der Folge davon könnte die Zahl der Schuppen besonders in den Regionen vermehrt, die Schuppengröße jedoch verkleinert ausgebildet werden. Der exakte Beweis für diese Vermutung jedoch müßte durch spezielle Untersuchungen erbracht werden.

Abbildung 6
Größenverhalten der einzelnen Schuppen
in der 19. Diagonalreihe.
Veränderung in der Breite der Schuppen
beim Teichkarpfen.

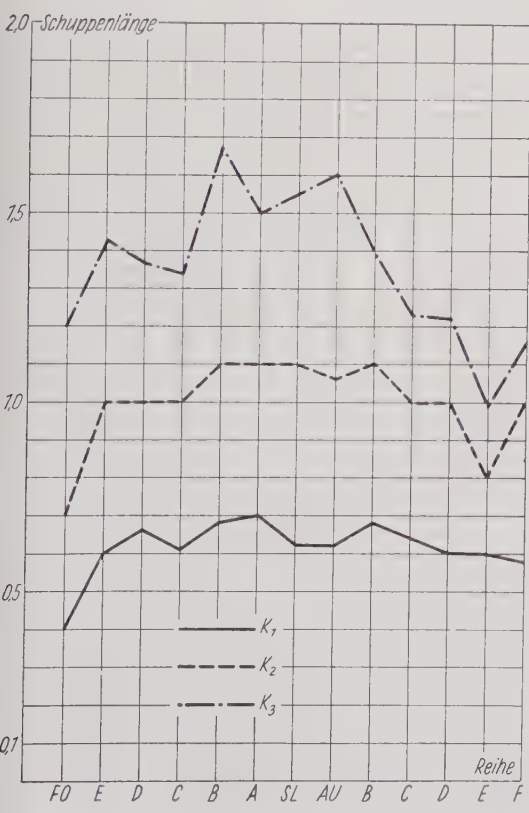


Abbildung 7
Größenverhalten der einzelnen
Schuppen in der 19. Diagonalreihe.
Veränderung in der Länge der
Schuppen beim Flußkarpfen.

Tabelle 2

Schuppenzahl in den einzelnen Körperreihen

Körperreihen	Fischnummern								Mittelwert
	725	726	727	728	729	203	202	201	
SL	33	38	40	36	39	35	37	38	37,0
AO	37	39	40	38	41	38	38	37	38,5
BO	35	40	41	36	37	36	38	39	37,7
CO	36	41	40	38	38	41	43	43	40,0
DO	40	41	39	40	41	37	41	42	40,1
EO	30	39	37	47	25	23	26	39	33,2
FO	35	28	34	41	33	24	18	24	29,6
AU	32	37	38	39	37	35	35	39	36,5
BU	34	35	37	44	35	35	35	38	36,6
CU	26	35	37	34	33	40	35	35	34,3
DU	40	33	34	43	35	23	33	36	34,6
EU	32	28	31	29	26	26	22	29	27,8
FU	21	22	28	28	26	25	21	25	24,5
KR	57	51	55	55	44	40	47	71	52,5
BrB	39	42	49	51	42	26	26	38	39,1
BaR	39	37	45	47	30	13	11	17	29,8
½ Gesamtzahl	565	586	625	646	563	497	506	590	572,2

Die Benennung der Längsreihen geschah der Kürze halber in Anlehnung an die beim Reihenverlauf gegebenen Kurzbezeichnungen. Von der Seitenlinie (SL) aus wurden die Reihen oberhalb wie unterhalb derselben mit fortlaufenden Buchstaben des Alphabets z. B. A, B, C usw. benannt. Die Unterscheidung oberhalb oder unterhalb der Seitenlinie erfolgte durch Anfügen der Buchstaben O = oberhalb bzw. U = unterhalb der Seitenlinie.

C. Schuppengröße

Schon bei oberflächlicher Betrachtung erscheint es äußerst schwer, die Größe einer Schuppe in Maßen ausdrücken zu wollen. Jedes geometrische Gebilde läßt sich letztlich in Zahlenwerten definieren, doch bei einer Fläche, wie sie die Schuppe darstellt, kann nur versucht werden, in einfacher Weise die Ausmaße durch ein Längen- und Breitenmaß festzulegen. Diese Meßmethode erlaubt solange einen exakten Vergleich, als Schuppen mit ähnlicher Form gemessen werden. Auf diese Weise lassen sich ohne Schwierigkeit gleiche Schuppen einer gleichen Körpergegend bei den verschiedenen Fischen vergleichen. Anders aber liegen die Verhältnisse, wenn Schuppen von verschiedener Form miteinander zu vergleichen sind. Abweichungen, wie sie in den Zahlenwerten hier auftreten, brauchen nämlich durchaus noch keine Flächenverkleinerung oder -vergrößerung auszudrücken da bei der verschiedenen Formentwicklung selbst bei gleichen Messungen die Fläche verschieden groß sein kann. Hier mußte jedoch auf eine exakte Flächenberechnung verzichtet werden und alle vermessenen Schuppen wurden in Längen- und Breitenmaß dargestellt.

Um zunächst einen Überblick über die Länge und Breite der Schuppen und vor allem über deren Abnahme am Körper des Fisches ein Bild zu vermitteln, sei auf die Abbildungen 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7 und 8 verwiesen. Der Übersichtlichkeit wegen wurden die Längen- und Breitenmaße bei den Teich- wie auch bei den Flußkarpfen getrennt abgebildet.

Auf der Ordinate ist jeweils der Maßstab, auf der Abszisse die Nummer der Schuppe aufgetragen. Zur Darstellung der Schuppenlänge wie der Schuppenbreite am Körper des Fisches wurden die Schuppen in oral-caudaler Richtung am Fisch aus der AU-Reihe (erste Reihe unterhalb der Seitenlinie) entnommen, in dorsal-ventraler Richtung die Schuppen jener Diagonalreihe, auf der die 19. Schuppe der AU-Reihe liegt. Auf diese Weise schien es möglich, eine übersichtliche Darstellung der Schuppengröße am Körper der Fische zu erhalten.

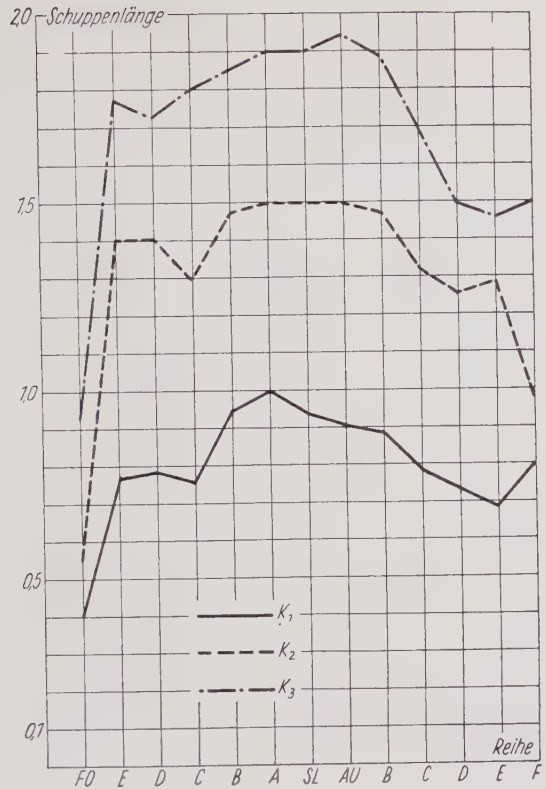


Abbildung 8

Größenverhalten der einzelnen Schuppen in der 19. Diagonalreihe. Veränderung in der Länge der Schuppen beim Teichkarpfen.

Ganz übereinstimmend zeigen die Darstellungen von Breite und Länge der Flußkarpfenschuppen in der Längsreihe die Hemmung, der die Schultergürtelschuppen wie die ersten Schuppen der Reihe unterliegen (Abb. 1 bis 8). Die Hemmung in der Längenausdehnung der ersten Schuppe des K_3 ist so stark, daß sie hinsichtlich ihrer Länge und annähernd auch ihrer Breite den Maßen der Schuppe des Fluß- K_2 ähnlich ist. Diese Hemmungserscheinungen treten bei den Flußkarpfen in der Breite wie in der Länge bei den ersten vier bis fünf Schuppen auf, während sie bei den Teichkarpfen nur auf die zweite bis vierte Schuppe einwirken. Dies zeigen die starken Anstiege der Kurven besonders bei den Teichkarpfen.

Die längsten Schuppen bei den untersuchten Flußkarpfen finden sich in dieser Körperreihe bei den untersuchten Fischen zwischen der sechsten und der fünfzehnten Schuppe. Von der fünfzehnten zur neunzehnten Schuppe nimmt die Schuppenlänge beim Fluß- K_3 noch einmal zu, woraus man ersieht, daß nicht unbedingt ein gleichmäßiges Abnehmen der Schuppenlängen zum Schwanzende hin erfolgen muß. Die Längen- wie auch die Breitenabnahme bei Teich- und Flußkarpfen erfolgt also durchaus nicht gleichmäßig, wie wir an dem gezackten Verlauf aller anderen Kurven außerdem ableiten können. Die Abnahme ist vielmehr die grobe Richtung, der die Schuppenausdehnung von oraler in caudaler Richtung allgemein folgt, die Einzelschuppe aber liegt in wechselnder Ausdehnung vor. Die abnehmende Tendenz der einzelnen Schuppenmaße erscheint besonders bei den Schuppenbreiten der einzelnen Fische gleichmäßig. Besonders deutlich ist die gleichmäßige Abnahme der Schuppenbreite bei den Teichkarpfen (Abb. 2) zu erkennen. Die Längenabnahmen jedoch verlaufen weder bei den Teich- noch bei den Flußkarpfen besonders gleichmäßig. Andeutungsweise bei den Flußkarpfen, mehr aber

bei den Teichkarpfen, und hier besonders beim K_3 , nimmt die Schuppenlänge zwischen der zwanzigsten und fünfundzwanzigsten Schuppe stark ab. Zwischen der dreißigsten und zweiunddreißigsten Schuppe aber erfolgt eine Zunahme der Länge, wobei jedoch die Schuppenbreite nur eine leichte, kaum merkliche Zunahme erfährt.

Im Verlaufe des Schuppenwachstums erfolgt die Größenzunahme der Schuppen vor allem im langen mittleren Bereiche der Längsreihe. An Stellen der Hemmungen, sowohl am Schultergürtel wie auch am Grunde der Schwanzflosse bleibt längen- wie breitenmäßig die Ausdehnung der Schuppen so stark gehemmt, daß dieselben bei fast allen Altersklassen eine ähnliche Größe aufweisen. Auf diese Feststellung soll nach der Besprechung der Diagonalreihen im Rahmen noch anderer Gegenüberstellungen eingegangen werden.

In ähnlicher Weise wie auch in der Längsreihe erscheinen die Hemmungen der Rückenflosse bei den Teichkarpfen sehr intensiv ausgebildet (Abb. 6 und 8). Die FO-Schuppen der Teichkarpfen sind sowohl in ihrer Längen- wie in ihrer Breitenausdehnung am Beginn dieser Diagonalreihe kleiner als diejenigen der Flußkarpfen. Es erfolgt ein schneller Anstieg, eine Längen- und Breitenzunahme zur EO-Schuppe hin. Bei den Flußkarpfen ist die Hemmung weniger stark ausgeprägt. Interessant erscheint die Feststellung, daß sowohl in Länge und Breite bei einigen Fischen oberhalb der Seitenlinie eine Größenverminderung der Schuppen eintreten kann. Dies ist der Fall beim Fluß- K_3 in Länge und Breite, beim Teich K_2 und K_3 in der Breite, beim Teich K_1 , K_2 und K_3 in der Längendimension, auftretend in der DO-, CO- oder BO-Reihe. Bei den Flußkarpfen liegen die längsten und breitesten Schuppen etwas oberhalb der Seitenlinie, doch auch unterhalb derselben sind — besonders beim K_1 und K_2 — noch relativ lange und breite Schuppen zu finden. Die Schuppenbreite bei den Teichkarpfen läßt — besonders beim K_2 und K_3 — eine starke Breitenentwicklung oberhalb der Seitenlinie, besonders aber in der DO-Reihe erkennen. Es kann dies als eine Folge der Hochrückigkeit, besonders der älteren Teichkarpfen, aufgefaßt werden. Die größte Schuppenlänge der Teichkarpfen liegt beim K_2 und K_3 eher an oder unterhalb der Seitenlinie. In der DU-Reihe schließlich setzt ganz allgemein eine starke Abnahme der Schuppengrößen ein, die nur gelegentlich in der FU-Reihe eine nochmalige leichte Zunahme erfährt.

Mit diesen Darstellungen sollte versucht werden, wenigstens einen allgemeinen orientierenden Überblick über die Größenverhältnisse der Schuppen, ihre Zunahmen und Abnahmen an den Körperseiten zu geben. Von den Regionen, in denen die genaue Lage der Schuppen nur schwer zu erfassen war muß hinzugefügt werden, daß eine Größenzunahme sowohl in der Schuppenbreite wie in der -länge vom oralen Beginn der Kopfreion zum caudalen Ende der Bauchregion vorliegt. Eine Zusammenstellung der jeweils größten und kleinsten Schuppe einer jeden Reihe wie auch der Regionen findet sich in Tabellen des Anhangs. Auf Grund der dort gegebenen Zahlenwerte ist es möglich, sich über die Größenschwankungen der Schuppen in den einzelnen Körperregionen zu orientieren. Auch aus den gegebenen Darstellungen sind für die Körperseiten orientierende Größenangaben zu entnehmen. Über das allgemeine Verhalten der Schuppengröße im Laufe des Schuppenwachstums soll am Beispiel der Schuppenlänge ein genauerer Überblick gegeben werden.

Es wurden hierzu bei drei Fluß- und drei Teichkarpfen sämtliche Schuppen einer Körperseite in ihrer Gesamtlänge gemessen und in Kurven dargestellt (Abb. 9 und 10). Auf der Abszisse sind jeweils die Größendimensionen in Drei-mm-Stufen aufgetragen, auf der Ordinate die Zahl der in diesen einzelnen Größenstufen gemessenen Schuppen.

Aus den gegebenen Darstellungen ist in Übereinstimmung mit schon früher Gesagtem zu erkennen, daß das Schuppenwachstum (Längenwachstum) nicht gleichmäßig verläuft. Wäre dies der Fall, so müßten sich die für die K_1 gegebenen Kurven gleichermaßen ohne wesentliche Veränderung ihres Verlaufs von den kleinen Stufen in die größeren Stufen entlang der Abszisse verschieben. Tatsächlich aber ist zu erkennen, daß die K_1 bei Teich- und Flußkarpfen eine recht steil verlaufende Kurve aufweisen, demnach eine hohe Zahl gleicher oder fast gleich großer Schuppen besitzen. Schon bei den K_2 flachen sich die Kurven ab, und es ist daraus zu ersehen, daß die Zahl der Schuppen in den

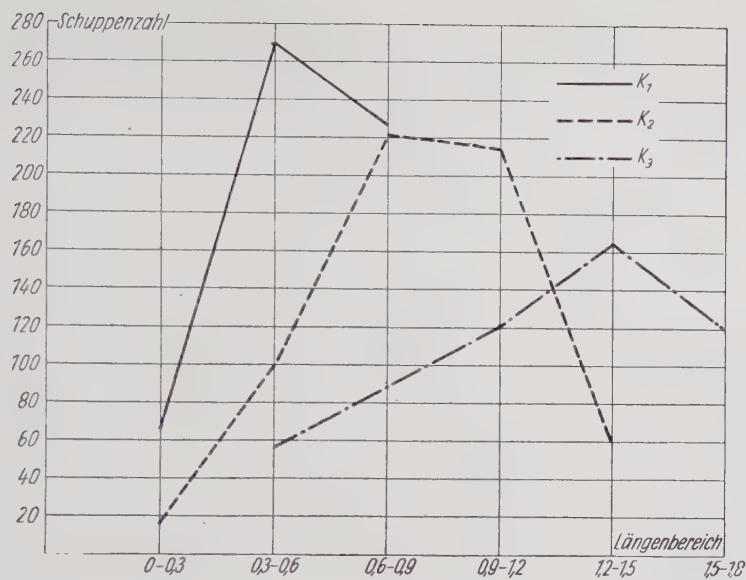


Abbildung 9

Darstellungen der Schuppenlänge aller Schuppen einer Körperseite bei den Flußkarpfen.

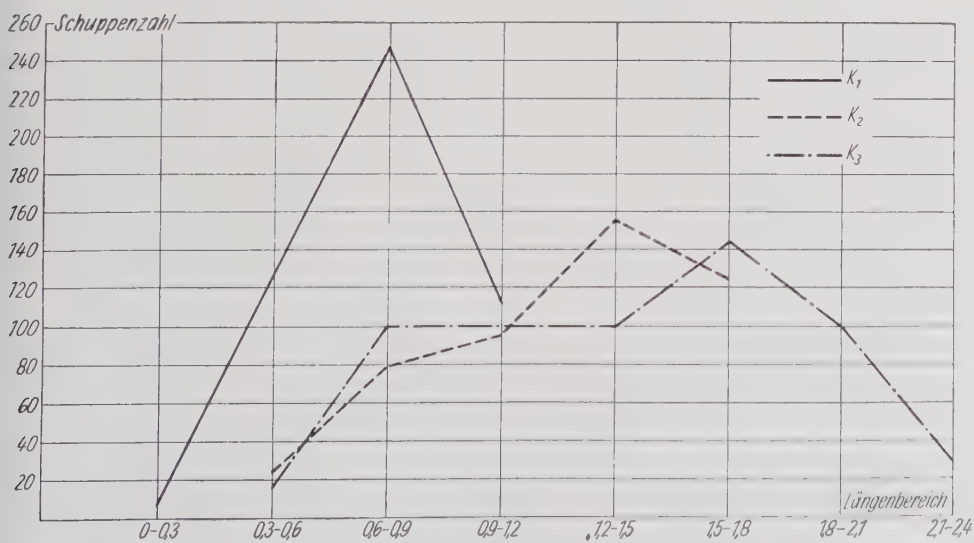


Abbildung 10

Darstellungen der Schuppenlänge aller Schuppen einer Körperseite bei den Teichkarpfen.

einzelnen Drei-mm-Stufen kleiner wird, sich dagegen über eine zunehmende Zahl von Größenbereichen erstreckt. Im Verlaufe des Wachstums verschieben sich die Gipfelpunkte deutlich durch die verschiedenen Größenstufen. So liegt das Maximum der Schuppenlänge bei den Flußkarpfen für K_1 bei 0,3—0,6 cm, für K_2 um 0,9 cm (wie die breitgipfelige Kurve zeigt) und für K_3 zwischen 1,2 und 1,5 cm. Bei den Teichkarpfen liegen für den K_1 die meisten Schuppen längenmäßig zwischen 0,6 und 0,9 cm, für K_2 zwischen 1,2 und 1,5 und für K_3 zwischen 1,5 und 1,8 cm.

Vergleicht man die Kurven der K_2 aus Teich und Fluß, so liegt hier ein bemerkenswerter Unterschied vor. In Übereinstimmung zu bereits früher Gesagtem kann man aus der noch relativ großen Zahl gleich großer Schuppen beim Flußkarpfen darauf schließen, daß die Hemmungserscheinungen offenbar bei den Flußkarpfen schwächer wirken, als dies bei den Teichkarpfen der Fall ist. In der Auswirkung dieser Hemmung könnte man sich vorstellen, daß immer mehr Schuppen in ihrer Ausbildung gehemmt werden, so daß schließlich nur wenige Schuppen wirklich unter besonders günstigen Entwicklungsbedingungen abzuwachsen imstande sind. Voraussetzung für diese Schlüsse bleibt jedoch, daß Hemmungserscheinungen für die Zunahme einer solchen Längsstreuung überhaupt verantwortlich zu machen sind. Es müßte jedoch diese Ansicht durch speziellere Untersuchungen später zu beweisen sein.

Für diese Untersuchungen ist ferner zu bemerken, daß die angegebenen Werte nur jeweils von einem Fisch ermittelt wurden und dessen Wachstumszustand nur ungenügend bekannt war. Es sind deshalb die hier gegebenen Zusammenstellungen eher als ein Versuch aufzufassen, der einem späteren Bearbeiter eine Fülle von Einzelfragen aufzeigen soll.

D. Morphologie der Schuppe

Die Besprechung normaler und anormaler Schuppenteile.

Einer Besprechung von Schuppenformen und Schuppentypen sollte eine Erläuterung morphologischer Schuppenmerkmale vorausgehen. Daneben hat Lagler 1947 in seiner Arbeit die Bezeichnungen der Schuppenteile zusammengefaßt, weil er der Ansicht war, daß auf diese Weise dem Übelstand einer ungeordneten Schuppennomenklatur abzuhelpen sei. Tatsächlich sollte aber einer solchen Zusammenfassung eine kritische Betrachtung folgen. Diese Kritik sei deshalb — aufbauend auf die Arbeit Laglers — im folgenden gegeben. Darüber hinaus sind auch abnormal ausgebildete Schuppenteile besprochen.

1. Wachstumsringe

Die üblichen Bezeichnungen hierfür sind: Circuli, Skleridien, Striae, Fibrillae, konzentrische Ringe, Wachstumsringe, Wachstumslinien und *Lineis orbicularibus*.

Diese Ringe sind es wohl, die dem Beschauer im Schuppenbild am ehesten auffallen. Im allgemeinen folgen sie mehr oder weniger dem Außenrand der Schuppe. Bei den Clupeiden verlaufen sie etwa transversal, bei *Amia calva* im wesentlichen longitudinal (Lagler 1947 [16], Mackintosh zitiert nach Lagler). Beim Aal sind es keine linearen Strukturen, sondern zusammengesetzte Reihen kleiner quadratischer Elemente (Lagler).

Über die Entstehung dieser Wachstumsringe besteht im wesentlichen Klarheit. Mit dem Wachstum auf der Schuppenunterseite, der Planseite oder der Innenseite, wird eine neue Platte gebildet. Diese Platte — wie sie von Hase (10c) genannt wird, oder Lamelle, wie sie Petrov—Petruschewsky 1929 (26) nennen — wächst über die Umrisse der ursprünglichen Lamelle hinaus. Hase meint nun, daß an dieser Stelle durch ein ringförmig verlaufendes Dickenwachstum eine Leiste entsteht. Er beweist das durch das häufige Auftreten von Skleroblasten in diesem Bereiche. Petrov—Petruschewsky weisen den skleridogenen Zellen die Aufgabe zu, die Oberfläche der

Schuppe mit einer gleichmäßigen Sklerideschicht zu bedecken. Die Bildung der Wachstumsringe jedoch soll nur dadurch geleistet werden, daß durch das Vorwachsen der unteren Platte eine Stufe und damit ein „schröder Abhang“ von einer Stufe in die andere entsteht, der später als Ring zu erkennen ist. Nach Aufzeichnungen anderer Autoren wie auch nach eigener Untersuchung von Schuppenquerschnitten beim Karpfen neige ich zur Ansicht H a s e s. Tatsächlich erscheint auch der Schuppenquerschnitt nicht so stark pyramidenartig, als daß man von nennenswerten Stufen sprechen könnte. Dennoch besteht zweifellos die Schuppe aus einzelnen Lamellen und besitzt auch, wie später noch näher gezeigt werden soll, den flachen, pyramidenartigen Querschnitt mit einer breiten Basis. Im Verlaufe des weiteren Schuppenwachstums wird neben dem Wachstum in den Randbezirken auch in den inneren Teilen der Schuppe neue Substanz angelagert. Dadurch, daß die Anlagerung auf der Außenseite der Schuppe im allgemeinen relativ gleichmäßig erfolgt, bleibt die Struktur der Skleriden erhalten (H a s e).

Der Verlauf der Wachstumslinien ist, wie eingangs schon erwähnt, im allgemeinen dem endgültigen Umfang der Schuppe ähnlich oder gleich. H a s e berichtet bei der Untersuchung von Barschschuppen von Skleridien, die den Hinterrand der Schuppe, also das Caudalfeld, nicht erreichen, sondern schon in den Lateralfeldern im Seitenrand auslaufen. Diese Schuppen wurden auch bei der vorliegenden Untersuchung beim Karpfen gefunden. Die Ausbildung dieser vorzeitig endenden Wachstumsringe innerhalb der Schuppe ist schon häufig als eines der Merkmale aufgefaßt worden, welche den Abschluß des Sommerwachstums kennzeichnen. Diese Merkmale sollen später eingehender besprochen werden. H a s e führt diese Halbring- bzw. Viertelringbildung auf ein Randwachstum der Schuppe zurück, bei dem nur in den Randpartien und an der Unterseite, nicht aber an der Oberfläche der Schuppe neue Substanz angelagert wird.

Er findet außerdem gewisse Gesetzmäßigkeiten in dem Alternieren von Voll-, Halb- und Drittelringen. Durch dieses ausgesprochen periphere Randwachstum wird, wie H a s e weiter meint, das Verhältnis der Schuppendicke zur Schuppenausdehnung in dem normalen Gleichgewicht erhalten und das Primitivfeld verschiebt sich dadurch aus seiner ursprünglichen Lage. Auch beim Karpfen verändert sich durch die Anlage von Halb- oder Drittelringen die Lage des Primitivfeldes. Meist geschieht dies bei Schuppen, die infolge einer Wachstumshemmung sich nach irgendeiner Dimension nicht haben weiter entwickeln können. Nach dem Vorkommen dieser Halb- oder Drittelringe lassen sich bei den untersuchten Schuppen sogar Rückschlüsse ziehen auf die Stärke einer Hemmung. So finden sich im normalen Falle an der Rückenflosse und am Schultergürtel Schuppen, die am jeweiligen Feld — eben durch die Rückenflosse oder den Schultergürtel — eine starke Hemmung nach der betreffenden Seite hin erfahren haben. Bei den direkt dem Hindernis anliegenden Schuppen fehlen nun oft im Hemmungsfeld diejenigen Wachstumsringe, die im Gegenfeld deutlich ausgebildet sind. Sie enden spontan, ohne daß dadurch ein Jahresabschluß im Wachstum demonstriert ist. Es tritt dieser Fall nur ein, wenn eine offensichtlich stark einwirkende Hemmung das Wachstum der Schuppe in dieser Richtung ganz unterbindet. Besteht jedoch diese starke Hemmung nicht mehr, wie das bei der auf die besprochene Schuppe folgenden der Fall ist, dann werden die Ringe voll angelegt, und es verringert sich lediglich der Abstand zwischen den Ringen auf der Hemmungsseite. Neben der eingangs von H a s e zitierten Erklärung, die sich auf die auslaufenden Ringe bezog, lassen sich beim Karpfen Schuppen finden, für die diese Deutung sicherlich nicht ohne weiteres zutrifft. Die Schuppen der ersten Reihe oberhalb wie die Schuppen der ersten Reihe unterhalb der Seitenlinie zeigen der Seitenlinie zu einen wie „abgeschnitten“ wirkenden Lateralrand. Selbstverständlich laufen an diesem scharfen Rand relativ viele Wachstumsringe aus. Es entsteht hier der Eindruck, als ob durch die seitliche Ausdehnung der Seitenliniensuppen durch die Schuppentasche hindurch die Nachbarsuppen am zugekehrten Rand abgewetzt würden. Was nun die Bezeichnungen anbetrifft, so kann man sagen, daß alle in der Literatur für diese Ringe gewählten Namen keine Unklarheiten aufkommen lassen. Unter Einschuß natürlich der Fälle, bei denen im Verlauf der Wachstumsringe (longitudinal und transversal) Abweichungen vom Ringcharakter bestehen, sollte man wohl die Ausdrücke

vorziehen, die denselben nicht betonen. Man spräche da besser und richtiger von Wachstumslinien, Skleridien, Striae oder Fibrillae.

2. Wachstumszentrum

Das Wachstumszentrum wird in der Literatur in folgenden Bezeichnungen geführt: Wachstumsursprung, Primitivfeld, Zentrum, Mitte, Fokus, Nukleus-Kern, Wachstumszentrum.

Wie ein Teil dieser Bezeichnungen schon ausdrückt, versteht man darunter den Teil einer Schuppe, von dem aus das Wachstum seinen Ursprung nimmt. Dadurch ist schon ausgedrückt, daß dies auch der erste Teil einer Schuppe ist, der vom Schuppenkörper jemals sichtbar ist. Um ihn herum bilden sich im Verlaufe des Wachstums die bereits besprochenen Wachstumslinien aus und unterstreichen durch ihre meist zentrische Anordnung den Ursprungscharakter dieses Wachstumszentrums. Seine räumliche Ausdehnung ist im allgemeinen recht klein, von Ausnahmen abgesehen, wie es die Regenerate wohl darstellen mögen. Bei diesen kann man von einem Wachstumszentrum eigentlich nur bedingt sprechen, besser erscheint wohl in diesem Falle der Ausdruck Primitivfeld.

Der Verlust dieses typischen Ausgangspunktes bei Regeneraten ist schon reichlich erwähnt, so von Hoffbauer (13), Walter (33), Schiemenz (29), Nardi (22), Sauter (28), Schimke und Wunder (34). Wunder (35b) fand bei Karauschen und Goldfischen einen wabenartigen Bau des Primitivfeldes, Herrmann (11) konnte bei Schleien-Schuppen im Primitivfeld Strukturen nicht erkennen, Müller (21) dagegen beobachtete bei Forellen ein schollenartig aufgelöstes Feld. Bei Karpfen liegt nach Wunder (35b) das Primitivfeld als körnelige schwarze Masse vor, die auch in vorliegenden Untersuchungen gefunden wurde. Diese anfänglich dunkle Masse hellt sich im Laufe von Wochen jedoch langsam auf, wie eine nach Monaten vorgenommene erneute Untersuchung der Schuppen zeigte. Dabei ist keine besondere Behandlung nötig, sondern die Aufhellung scheint mit dem Trockenheitsgrad der Schuppe fortzuschreiten. Nach erneutem Anfeuchten der Schuppen tritt die ursprüngliche dunkle Farbe nicht mehr auf.

An der Größe des Primitivfeldes gegenüber dem Bild normaler Schuppen können wir, wie Wunder (35b) feststellt „noch nach Jahren angeben, wann das Regenerat gebildet wurde.“

Die bisherigen Bearbeiter sind sich im Wesen alle darin einig, daß sich das vergrößerte Wachstumszentrum infolge des schnellen, spontanen Schuppenwachstums bei Regenerationen gebildet hat. Das Regenerat wächst doch in einer relativ kurzen Zeit zu einer ansehnlichen Größe heran, und das Bildungsmaterial könnte sich möglicherweise zu größeren Klumpen zusammenballen, deren Konturen später noch im Primitivfeld zu erkennen sind. Nun glaubt Herrmann jedoch festgestellt zu haben, daß sich Radian und Skleridien bei der Ersatzschuppe im Laufe von Monaten und Jahren nachträglich im Primitivfeld wiederum ausbilden. Er belegt diese seine Ansicht durch eine Abbildung (Abb. 9). Tatsächlich sind auch in dieser Abbildung die Radian in das konturenlose Wachstumszentrum vorstehend. In vorliegenden Untersuchungen wurden nun Störungen dieser Art recht häufig auch beim Karpfen beobachtet. Es scheinen dies Schuppen zu sein, die sekundär das Wachstumszentrum verloren haben. Bei einem Vergleich der von Herrmann gegebenen Abbildung mit den Schuppenbildern, wie sie beim Karpfen gefunden wurden, gewinnt man den Eindruck, als ob in der Bildung und Ausbildung dieser Schuppen kein Unterschied besteht. Also hat Herrmann wohl diese Form schon beschrieben, ohne daß er wußte, daß diese Schuppe mit einem Regenerat nur wenig gemein hat.

Nach Müller 1953 (21) hat auch Schiemenz 1938 (30) erstmalig auf die Erscheinung der „gestörten“ Schuppe hingewiesen. Willer bezeichnete diese Typen als eine Kümmerform einer gewöhnlichen Schuppe (Müller 1953 [21]). Und schließlich Müller selbst konnte diese Schuppen bei Forellen ausgebildet finden. Er stellt fest,

„daß man über die Ansicht Wunders hinaus für die hier behandelten Salmoniden auch in Umwelteinflüssen Ursachen von Schuppendifekten suchen müsse“. Diese Ansicht scheint sich nach den vorliegenden Untersuchungen auch zu bestätigen. Wie wir schon erwähnt haben, fehlt also denn sicher schon häufig fälschlicherweise als Regenerate angesprochenen Schuppen oft das Wachstumszentrum. In einigen wenigen, aber für die Klärung des Problems wichtigen Fällen konnten auch Schuppen gefunden werden, die an anderen Stellen (meist an den oralen Eckenenden beider Lateralfelder) diese Störungen aufwiesen.

Müller (21) zitiert die Ansichten Petrov—Petruschewsky und sucht in dem von den beiden russischen Autoren gegebenen Schuppenschema eine Lösung zu finden. Schon Lea (17) hat bereits dieses Schema des Schuppenaufbaues gegeben, und es gibt wohl kaum noch jemand, der am pyramidenartigen Bau der Schuppe zweifelt. Nach diesem Schema liegt der eigentliche Bildungsursprung, eben das Wachstumszentrum, auf der äußersten Spitze dieser Pyramide, also auf der Außenseite der Schuppe. Wird nun im Versuch nach vorhergegangener Mazeration diese Pyramiden spitze, also das Wachstumszentrum, abgetragen, so erhalten wir Bilder, die denen von Petrov—Petruschewsky entsprechen, und diese zeigen wiederum eine gewisse Ähnlichkeit mit den von mir beim Karpfen gefundenen Schuppen ohne Wachstumszentrum. Auch die von Müller beschriebenen Bilder lassen vermuten, daß es sich bei ihm um dieselben Typen handelt.

Bei diesen am normalen Karpfen gefundenen Schuppen sind jedoch oft nicht nur das Wachstumszentrum, sondern noch die ersten angelegten Striae verschwunden. Der Abschluß ist meist nicht gleichmäßig, etwa dem Schuppenrand folgend, wie das bei den Regeneraten der Fall ist, sondern oft ist er gelappt, nach der einen oder nach der anderen Seite vorspringend. An Stelle des Wachstumszentrums finden wir manchmal eine strukturlose, manchmal feine körnelige oder bläschenartige Kontur, die meist heller erscheint als der mit Wachstumsringen versehene normale Teil der Schuppe. Interessanterweise laufen die Radian auch in diesem Teil weiter und treffen sich, wenn nicht direkt in dem anzunehmenden Wachstumszentrum, so doch in seiner Nähe. Wie wir später noch sehen werden, darf man nach einigen der beobachteten Störungen Umwelteinflüsse und eventuell in deren Folge auftretende Einschmelzung als Ursache dieser Veränderungen annehmen.

Bei den Ctenoidschuppen liegt das Wachstumszentrum ursprünglich, wie Hase 1912 meint, zentrisch, um nachher im frühen Verlauf der Schuppenentwicklung mehr dem Hinterrande zuzuwandern. Hase findet als Grund dieser Verschiebung, das in erster Linie am vorderen Rande und an den Seitenrändern auftretende intensive Wachstum von Drittel- und Halbringen, die dadurch passiv das Wachstumszentrum nach dem caudalen Pol zu verlagern. Bei dem vorliegenden Material von Cycloidenschuppen des Karpfens konnten sich diese starken passiven Verschiebungen im Sinne Hases und Biedermanns (4) nicht finden lassen. Möglicherweise tritt diese Verlagerung schon in den ersten Wachstumsmonaten beim Karpfen auf, wenn sie überhaupt einsetzt. Meine Untersuchungen erstreckten sich lediglich auf Teich- und Flußkarpfen vom 1. bis zum 3. Lebensjahr.

Im allgemeinen liegt das Wachstumszentrum der Karpfenschuppe in der Mitte. Seine Lage ist nur verschoben:

1. wenn die Schuppe durch ein Hindernis im Wachstum an der einen Seite gehemmt wurde,
2. wenn die Schuppe infolge einer starken Körperwölbung (Rücken- und Bauchgrat) sich nach der einen Seite mehr hat entwickeln können als nach der anderen.

Während im ersten Falle sowohl horizontal als auch vertikal Verschiebungen resultieren, und hier wird immer das Wachstumszentrum dem Hindernis zu verlagert, so sind im zweiten Falle wegen der nur in vertikaler Richtung auftretenden Körperwölbungen nur Vertikalverschiebungen möglich.

Es wurde zwar schon angedeutet, daß auch beim Karpfen ganze, Halb-, Drittel- und Viertelringe vorkommen. Diese Teilringe werden jedoch beim Wachstum der Karpfen-

schuppe sowohl zu verschiedener Zeit als auch an verschiedenen oft einander gegenüberliegenden Stellen angelegt, aber in der Weise, daß das Gesamtbild der Schuppe nicht wesentlich verändert wird, und auch das Wachstumszentrum keine bedeutenden Verlagerungen erfährt. Daraus erklärt sich auch die Erfahrung, daß bei der Schuppenentnahme zu verschiedenen Zeitpunkten auch die Form der Schuppen leicht variiert. Das formverändernde Wachstum der Schuppe scheint bedingt zu sein durch ein unterschiedliches Wachstum in den verschiedenen Dimensionen.

3. R a d i e n

Rinnen, die mehr oder weniger radial vom Wachstumszentrum zum Rand der Schuppe verlaufen, sind als Radien, Radiärstrahlen, Radialfurchen und Gruben in der Literatur gekennzeichnet. Man unterscheidet hier wiederum zwei Ausbildungsarten, einmal die primären Radien, die vom Wachstumszentrum zum Rand verlaufen, und zum andern die sekundären Radien, die außerhalb des Zentrums beginnen und mit dem Schuppenrand endigen (Lagler).

Hase (10) schildert ihre Anlage bei Ctenoidschuppen folgendermaßen: „... Gewöhnlich vom vierten, bisweilen schon vom dritten, manchmal erst vom sechsten Zuwachsring ab, machen sich aber Veränderungen bemerkbar, welche auf besondere Vorgänge schließen lassen. Am Vorderrand zeigen sich zwei, auch drei sanfte Einbuchtungen, ja es unterbleibt hier die Ablagerung von Schuppensubstanz bisweilen zunächst völlig, um erst später wieder einzusetzen. Wir haben es mit den ersten Anlagen der sogenannten ‚Radiarkanäle, Radiarfurchen, Radiärstrahlen‘ zu tun.“ Weiter schreibt Hase: „Die Ablagerung von Schuppensubstanz setzt, nachdem sanfte Buchten frei gelassen waren, wieder mit ein, aber in schwächerem Maße. Von der Fläche sieht man, wie die konzentrischen Linien hier unterbrochen sind, ... mehr von unten her lagert sich eine dünne Lage Schuppensubstanz ab, und da die Ablagerung von oben fehlt oder minimal ist, so kommt auf diese Weise der Kanal zustande.“ Nicht bei allen Fischarten sind Radien vorhanden und nicht immer ist ihre Anordnung radiär. Bei den Heringsschuppen verlaufen sie z. B. unregelmäßig quer und beginnen nicht im Wachstumszentrum (Lagler 16). Bei Amia und Salmoniden fehlen sie vollkommen. Lagler kommt deshalb zu dem Schluß, „daß Radien keine historische Bedeutung haben. Das alleinige Auftreten der hinteren Radien, wie bei den meisten Cycloidenschuppen, scheint primitiver zu sein als das alleinige Vorkommen der vorderen Radien bei den typischen Ctenoidschuppen.“ Beim Karpfer sind primäre Radien sowohl im Oralfeld wie auch im Caudalfeld entwickelt. Daß bei den von Müller bearbeiteten Forellen Radien nicht ausgebildet sind, ist sicherlich ein Grund dafür, warum Müller trotz der häufigen und gleichmäßigen Verteilung seiner „gestörten Schuppen“ sich recht vorsichtig ausdrückt und noch immer gewisse Zusammenhänge zwischen den von ihm gefundenen Schuppen und Regeneraten im Sinne Wunders sucht. Der Verlauf der Radien wie auch ihre Zahl sind es nämlich, die beim Karpfen fast auf den ersten Blick den Unterschied zwischen Regenerat und „Schuppe ohne Wachstumszentrum“ erkennen lassen. Herrmann wäre sicherlich die Verschiedenheit von Regenerat und Schuppe ohne Wachstumszentrum aufgefallen, hätte er bei seinem Schleienmaterial eine größere Zahl von Schuppen dieser Art gefunden. Beim Karpfen lassen sich folgende Unterschiede klar herausstellen. Wunder (35b) schreibt von den Radien in Regeneraten: „Ein Mittelpunkt, zu dem die Radiarfurchen ziehen, ist nicht vorhanden. Der wabenartige Bau des Schuppeninnern entsteht offenbar dadurch, daß die Fortsetzungen der auch hier am Rande vorhandenen Radiarfurchen nach der Mitte zu in der merkwürdigen Art netzartig verbunden sind.“ Diese Feststellung kann auch von mir bestätigt werden. Bei den anderen Schuppen liegt einmal ein wabenartiger Bau im Primitivfeld nicht vor, ja vielmehr ist die Anordnung der Radien gar nicht gestört. Sie laufen in der eingangs besprochenen Weise von dem gedachten Wachstumszentrum aus. Diese Anordnung kommt wohl so zustande, daß in den meisten Fällen nur jeweils die oberste Platte einer Skleridienschicht abgetragen oder verschmolzen ist (meist die älteste). Diese Ver-

schmelzung oder Schädigung erstreckt sich offensichtlich nur auf den verkalkten Teil der Schuppe und läßt die unverkalkten Radian in ihrer alten Form bestehen. Denn Biedermann (4) schreibt ja: „Die normale Teleostierschuppe stellt in ihrer Gesamtheit ein kalkiges, elastisch biegsames Gebilde vor. Unverkalkt sind nur die Radialfurchen, wodurch offenbar die Biegsamkeit gesteigert wird.“

Die beim Regenerat gefundene wabenartige Struktur, die nach außen hin durch Wirbelbildung ausdrückende, sich ordnende Tendenz, und das regulär radiale Auslaufen der Radian stellen scheinbar sichtbare Anordnungen eines Wachstumsprozesses dar. So dürfte die wabenartige Struktur ein Niederchlag dessen sein, was bereits im Kapitel Wachstumszentrum gesagt wurde; die Schuppensubstanz wird in Klümpchen zusammengebacken und zwischen den einzelnen Zusammenballungen verbleiben dann sichtbare Furchen, die in ihrem Aufbau den Radian gleich sind. Mit einer verlangsamten Weiterführung des Schuppenwachstums verkleinert sich die Ablagerung von Substanz immer mehr, bildet Wirbel in ihren Zwischenräumen, während diese Zwischenräume beim nun folgenden normalen Schuppenwachstum als reguläre Radian ausgebildet werden. Diese Zusammenhänge scheinen geeignet, die von Wunder und auch von mir gefundenen Strukturen im Primitivfeld des Regenerats zu erklären. Man könnte weiter folgern, daß Form und Verlauf der Radian eine Folge der jeweils herrschenden Wachstumsgeschwindigkeit der Schuppe darstellen. Wunder konnte beobachten, daß diese wabenartige Struktur beim neun Wochen alten Regenerat amorph erscheint. Diese Veränderung dürfte der Auflagerung neuer Substanz und damit dem Dickenwachstum zuzuschreiben sein.

Neben dem wabenartigen Bau des Primitivfeldes ist Wunder auch die vermehrte Zahl von Radian bei Ersatzschuppen aufgefallen. So konnte er bei der ursprünglichen, normalen Schuppe 8 und bei dem Regenerat 34 Radian feststellen (Wunder 35b). Diese Beobachtung Wunders kann auch durch die vorliegende Untersuchung bestätigt werden. In wechselnder Zahl, jedoch immer vermehrt, finden sich die Radian in Ersatzschuppen vor. Die Richtung bzw. der Verlauf dieser Radian ist im Prinzip auch radiär, nur findet sich hier das Wachstumszentrum mehr oder weniger vergrößert vor. Es ist bei der Ersatzschuppe nicht als Punkt, sondern als Fläche zu werten, die als spontaner Ursprung gelten mag. Infolgedessen erscheint der Verlauf der Radian etwas mehr parallel als bei der normalen Schuppe.

Die Anordnung und Verteilung der Radian könnte etwas aussagen über die Ursache der Radianbildung. Wir finden jedoch nur eine teilweise gesetzmäßige Anordnung im Schuppenbild vor. So beobachten wir bei dem Normaltyp der Karpfenschuppe üblicherweise zwei primäre Radian, die vom Wachstumszentrum in das Oralfeld verlaufen, um jeweils in der Einbuchtung zu enden, welche zwischen den vorgezogenen Ecken und der mittleren Ausbuchtung im Oralfeld ausgebildet ist. Neben diesen — man möchte sie ihrer starken Ausbildung wegen fast als Hauptradian bezeichnen — laufen noch mehr oder minder stark ausgebildete Nebenradian (primärer wie sekundärer Art) im Caudal- und im Oralfeld zum Rande hin. Die Anhäufung von Radian an bestimmten, scheinbar Wachstumshemmungen unterworfenen Stellen läßt vermuten, daß ein Zusammenhang besteht zwischen ihrer Zahl und dem Ort ihres Verlaufs wie auch einer auf die Schuppe wirkenden Hemmung. Eine derartige Anhäufung könnte nur ihre mechanische Erklärung finden, nämlich damit, daß die Elastizität der Schuppen mit der Vermehrung der Radian zunimmt. Gegen die Hemmung zu würden sich die Radian deshalb vermehren, weil die Schuppe gegenüber dem Hindernis bei Körperbewegung eine größere Elastizität besitzt, welche sie vor Ausreißen und mechanischer Schädigung schützt.

Nun konnte Herrmann (11) bei seinen Schleischuppen einen im Spätsommer auftretenden Horizont sekundärer Radian finden. Auch im zweiten Jahr bilden sich diese Radian zur gleichen Zeit. Mit Eintritt der Geschlechtsreife im dritten Jahr erscheint diese Zone noch dadurch verstärkt, daß sie über die Radian hinaus sich auch in der Anordnung der Skleridien ausdrückt. Er führt die Bildung dieses Horizontes zurück auf Beobachtungen, die auch Bahr (2) beim kleinen Sandaal machte, und bezeichnet diese Störung als Laichmarke. Er schließt sich der Meinung Bahrs an, indem er zitiert:

„...daß um dieselbe Zeit, in der erwachsene Fische laichreif werden, bei den jugendlichen gewisse inkretorische Vorgänge ebenfalls den Allgemeinzustand des Organismus zyklisch weitgehend beeinflussen und somit das Zustandekommen einer Schuppenzone bewirken.“

Meine Erklärung über Entstehung und Ausbildung der Radien soll nicht in Widerspruch treten zu den Ausführungen von Bahr und Herrmann. Ich schließe mich ihrer Meinung bezüglich der im Schuppenwachstum ausgeprägten physiologischen Auswirkung der Gonadenentwicklung an; darüber hinaus versuche ich die Ausbildung solcher Radien durch eine Veränderung der Körperform zu erklären, welche ja ebenfalls eine Folge der inkretorischen Umstellung des Organismus wie auch der Entwicklung der Gonaden ist. Infolge länger anhaltender Gestaltsänderungen am Körper könnten Hautspannungen, Zug- und Druckstellen an den Schuppen auch in diesen Fällen eine hemmungsbedingte Ausbildung von Radien zur Folge haben. Ebenfalls durch Änderung der Körperproportion könnten die sekundären Radien entstehen, welche in oder unmittelbar nach den Winterringen ihren Ursprung nehmen. Ja gerade sie entstehen zu einer Zeit, in der inkretorische Veränderungen im Sinne der beiden Autoren nicht auftreten, sondern der Körper infolge einer Umstellung des Stoffwechsels proportionsändernd reagiert.

4. Felder

In seiner Arbeit führt Lagler Bezeichnungen auf, mit deren Hilfe man die äußere Schuppenoberfläche sehr gut ansprechen kann. Er teilt dieselbe in Felder ein, so in das vordere Feld, in das hintere Feld und in die beiden Lateralfelder. Diese Einteilung ist bei den einzelnen Schuppentypen mehr oder weniger willkürlich getroffen, weil es bei der Mannigfaltigkeit der Schuppenformen oftmals nicht so einfach ist, eine genaue Abgrenzung der Flächen durchzuführen. Als Ursprung dieser einteilenden, gedachten Achsen gilt immer das Wachstumszentrum. Von hier aus verlaufen — sinngemäß der Definition Laglers folgend — gedachte Achsen zu den vier Hauptecken des Schuppenkörpers. In vielen Fällen sind diese Hauptecken an der Schuppe tatsächlich ausgebildet, wie das besonders bei dem noch später zu besprechenden Normaltyp der Karpfenschuppe der Fall ist. So haben wir dann am vorderen Teil der Schuppe — dem nicht pigmentierten Teil — im allgemeinen das vordere Feld, das Oralfeld. Es wird begrenzt durch die beiden gedachten Achsen, welche das Wachstumszentrum mit den beiden beim Normaltyp der Karpfenschuppe vorhandenen „vorgezogenen Ecken“ am vorderen Teil der Schuppe verbinden. Die dritte Begrenzungslinie ist dann der Oralrand der Schuppe. Liegt in der Mitte des Oralrandes eine Ausstülpung vor, dann kann man diese mit dem Ausdruck Oralpol benennen.

Das hintere Feld wird abgegrenzt, ähnlich wie das Oralfeld durch die beiden Linien, welche das Wachstumszentrum mit den meist angedeuteten Ecken des hinteren Teiles der Schuppe verbinden. Der hintere Rand wird als Caudalrand bezeichnet. Liegt hier eine Ausstülpung vor, so sprechen wir vom Caudalpol.

Die Lateralfelder sind demnach die Teile einer Schuppe, welche nach Abgrenzung des Oral- und Caudalfeldes noch übrigbleiben. So erhalten wir ein dorsales Lateralfeld, kurz Dorsalfeld genannt, und ein ventrales Lateralfeld, das wir der Kürze wegen Ventralfeld nennen wollen. Die Ränder dieser Felder sind dann entsprechend der Dorsalrand wie auch der Ventralrand der Schuppe.

Jedoch nicht immer ist, wie wir eingangs kurz erwähnten, die Schuppenform so gestaltet, daß diese vier Hauptecken so ohne weiteres, ja überhaupt zu erkennen sind. In einem solchen Falle muß dann die Einteilung willkürlich erfolgen. Wenn — und das ist bei einigen Familien der Fall — das Caudalfeld sich von den übrigen Feldern weder morphologisch noch anatomisch unterscheidet, wird man die Benennung so durchführen müssen, daß dabei die Lage der Schuppenfelder zur Körperrichtung zum Ausdruck kommt.

Das Caudalfeld der Karpfenschuppe jedoch weist anatomische wie morphologische Unterschiede gegenüber den anderen Feldern auf, so daß schon dadurch eine Bezeichnungsgrundlage gegeben ist. In einigen wenigen Fällen allerdings liegt der caudale Pol der Schuppe nicht genau in der Richtung des caudalen Körperendes am Fisch. Die Schuppe liegt also leicht um ihre Achse verdreht im Beschuppungsbild. Das in diesem Falle verschobene Caudalfeld der Karpfenschuppe kennzeichnet sich auch hier durch breitere, in geringerer Zahl vorhandene Skleridien wie auch durch den alleinigen Besitz von Pigmentzellen. Man wird deshalb wohl bei Anwesenheit solcher charakterisierender Merkmale das Caudalfeld nicht nach der Lage der Schuppe am Körper, sondern nach den erwähnten Ausbildungen benennen.

Für die Größe der einzelnen Felder ist selbstverständlich die Lage wie die Größe des Wachstumszentrums und die Ausdehnung der Gesamtschuppe von grundlegender Bedeutung. Liegt das Wachstumszentrum sehr weit dem Dorsalrand zu, so haben wir ein relativ kleines Dorsalfeld und ein entsprechend vergrößertes Ventraffeld (Ellipsentyp). Bei Ersatzschuppen wird man die Einteilung in Felder zweckmäßigerweise so vornehmen, daß man das Primitivfeld als Wachstumszentrum (was es ja auch darstellt) im Gesamten betrachtet, und von hier aus legt man die gedachten Achsen nach den vier Hauptrichtungen. Wir haben also hier ebenfalls durch das Auftreten eines Primitivfeldes eine Verkleinerung der übrigen Felder.

Auf die Form wie die Ausbildungsunterschiede der einzelnen Felder einzugehen, würde bei dieser mehr terminologisch gedachten Besprechung zu weit führen. Die Unterschiede hinsichtlich der Form sind so vielgestaltig, daß sie einer guten Übersicht wegen jeweils bei der Besprechung der Schuppentypen eingeflochten sind; denn die Ausbildungsart der einzelnen Felder steht ja in direkter Abhängigkeit vom jeweiligen Schuppentypus.

Neben der Einteilung in die soeben besprochenen Felder nimmt Lagler (16) noch eine weitere Unterteilung des Gesamtschuppenfeldes vor. Nach dem Bild, das die Schuppe im Hinblick auf ihre Lage am Körper ergibt, teilt er ein in den „exposed portion“, den sichtbaren Teil, und den „imbedded portion“, den bedeckten Teil der Schuppe.

Dieser ganz groben morphologischen Einteilung der Schuppe kommt zwar in der hier vorliegenden Untersuchung keine allzu große Bedeutung zu, sondern sie sei nur in dem Bestreben angeführt, eine möglichst vollständige morphologische Besprechung der Schuppe am Beispiel der Karpfenschuppe durchzuführen.

Lagler definiert den „exposed portion“, den sichtbaren Teil, durch folgende Charakteristika: „Die Skleridien sind weniger dicht oder sogar fehlend, die Chromatophoren sind manchmal auf diese Region beschränkt, finden sich jedoch niemals an anderen Teilen der Schuppe. Die Bildung der Ctenidien vollzieht sich hier.“ Er stellt weiter fest, daß bei manchen Fischarten dieser Teil schmaler, bei andern wieder aber auch größer als das Caudalfeld ausgebildet ist. Hier beim Karpfen ist der sichtbare Teil immer kleiner und schmaler als die Ausdehnung des Caudalfeldes. Die Skleridien stehen weniger dicht als im bedeckten Teil, sind jedoch mächtiger und breiter entwickelt. Am Übergang finden sie sich meist wirbelartig angeordnet. Auch die Pigmentierung ist beim Karpfen nur auf diesen Teil beschränkt. In Ausnahmefällen wurden am Grund verschiedener Flossen Schuppen beobachtet, die überhaupt nicht aus der Haut herausragten. Sie liegen unter den äußerlich sichtbaren Körperschuppen. Nach ihrer Ausbildung, wie nach dem Bau der übergelagerten Schuppen ist nicht anzunehmen, daß es sich in diesem Falle um Ersatzbildungen handelt. Ihnen fehlt die dem sichtbaren Teil der Schuppe eigene Kontur; die Striae laufen demnach auch hier normal und ohne Erweiterung durch, die Pigmentierung fehlt. Interessant ist weiterhin, daß sie wesentlich kleiner sind als die ihnen übergelagerten Schuppen. Die geringe Größe dieser Schuppen läßt vermuten, daß es sich um Kümmerformen handelt.

Der Übergang vom „imbedded portion“ zum „exposed portion“ ist als deutliche Grenzlinie auf den Abbildungen von Gesamtschuppen zu sehen. Sie verläuft im normalen Falle etwa von der caudalen-dorsalen Ecke in einem mehr oder weniger stark

ausgebildeten Bogen in der Richtung zum Wachstumszentrum. Jedoch schon frühzeitig wird dieser Bogen abgeflacht und endet an der ventral-caudalen Ecke. Damit besitzt der sichtbare Teil der Schuppe etwa die Form einer Raute, während der weitaus größere Teil der Gesamtschuppenfläche vom bedeckten Teil eingenommen wird.

Störungen in der Ausbildung dieser „Rautenform“ des sichtbaren Teils sind nur vom allgemeinen Beschuppungsbild des Fisches her zu erläutern. Danach wird eine Schuppe

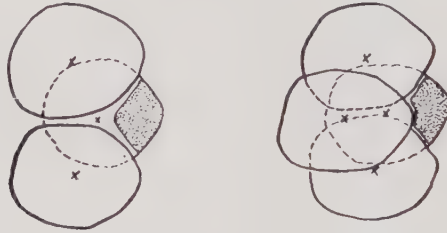


Abbildung 11

Die Bildung des unterschiedlich geformten „unbedeckten Teiles“ von Schuppen.

abgedeckt von zwei Schuppen, die unmittelbar vor ihr liegen, und von denen eine der nächstoberen und die andere der nächstunteren Reihe angehört. Die der abgedeckten Schuppe in derselben Reihe unmittelbar vorgelagerte ragt im allgemeinen nicht so weit caudalwärts, daß sie die hinter ihr liegende — wenn auch nur in geringem Maße — direkt überdeckt. Die oralwärts gelegene Abgrenzung des sichtbaren Teils der Schuppe wird demnach gebildet: Nach oben durch den ventral abgeschrägten Caudalrand der in der nächstoberen Reihe gelegenen Schuppe; nach unten durch den dorsal abgeschrägten Caudalrand der in der nächstunteren Reihe gelegenen Schuppe. Der caudale Pol der Vorderschuppe aus der Mittelreihe überlagert höchstens den Treffpunkt der beiden Schuppen aus den Nachbarreihen. In Ausnahmefällen kann der caudale Pol weiter übergreifen, und seine Umrisse prägen sich dann im sichtbaren Teil der überlagerten Schuppe ab. Auf diese Weise entsteht eine Eindellung im oralwärts gelegenen Teil des „exposed portion“ (siehe Abb. 11). Mit einer derartigen Veränderung am sichtbaren Teil ist selbstverständlich eine Vergrößerung des bedeckten Schuppenteiles verbunden. Im allgemeinen variiert jedoch die relative Größe beider Teile wie auch die Form ihrer Abgrenzung nur wenig. Beim gleichen Fisch tritt mit abnehmender Schuppengröße im Verlauf der Reihen keine wesentliche Schwankung im Verhältnis beider Teile zueinander auf. Der prozentuale Anteil des bedeckten Teiles, bezogen auf die Gesamtlänge der Schuppe, liegt jedoch beim Flußkarpfen zwischen 50 und 60 %, bei Teichkarpfen dagegen zwischen 68 und 75 %. Diese Werte ergaben sich aus einigen vergleichenden Messungen. Danach scheinen die Teichkarpfenschuppen tiefer verankert zu sein als die Flußkarpfenschuppen.

5. a) Winterringe

Das große Interesse, das der Fischereibiologe der Schuppe seit Jahrzehnten entgegenbringt, ist der Tatsache zuzuschreiben, daß aus dem Schuppenbild Rückschlüsse auf das Alter und damit auf das Wachstum der Fische abgeleitet werden können. Dadurch ist der Schuppe in vielen Arbeiten Beachtung geschenkt worden. Zahlreiche Autoren haben sich im Hinblick auf die Altersbestimmung des Fisches mit dem Schuppenbild beschäftigt. Es würde über den Rahmen dieser Untersuchung weit hinausgehen, sollten auch nur annähernd alle diese Arbeiten erwähnt oder gar besprochen werden. Vielmehr sei der Versuch gemacht, von dem Bekannten das für die Untersuchung Wichtige zusammenzufassen.

Lagler (16) definiert in seiner Arbeit die Winterringe kurz folgendermaßen: „Markings on surface of scale shown to coincide with years of growth for many fishes; characterized by various features of the ridges and often by a difference in deeper structure of scale“. Er führt außerdem die in der englischen Literatur verwendeten Bezeichnungen an, so peronidia, annual rings, winter bands, growth rings, year marks. Für die deutsche Literatur gelten im wesentlichen deren Übersetzungen wie Jahresringe, Winterringe, Wintermarken und Winterzonen.

Wie die ganz allgemein anzuwendende Charakterisierung Laglers schon ausdrückt, erscheinen diese Marken bei den verschiedenen Familien und Arten der Fische in einem stark wechselnden Bild. Nach meinen Erfahrungen bei der Altersbestimmung beim Flußbarsch (noch unveröffentlicht) und den hier vorliegenden Untersuchungen an der Karpfenschuppe kann festgestellt werden, daß die Art und Weise der Ausbildung dieser Marken nicht nur bei den Familien und Arten, sondern auch bei den verschiedenen Schuppen des gleichen Fisches — natürlich in einer geringeren Variation — Unterschiede aufweist. In wesentlichen Punkten jedoch ist die Ausbildung der Ringe vergleichbar und einander ähnlich.

Nach Bearbeitung eines umfangreichen Schuppenmaterials (rund 4000 Schuppen) kann gesagt werden, daß es mitunter Schwierigkeiten macht, den bei einer Schuppe festgestellten Winterring bei einer anderen Schuppe des gleichen Fisches wieder zu finden; bei der Mehrzahl der Schuppen liegt der Winterring recht deutlich vor, bei manchen wiederum nicht. Die Möglichkeit einer Altersbestimmung stützt sich aber auf den weit größeren Teil der Schuppen.

Die Ausbildung der Winterringe liegt beim Karpfen in folgenden Erscheinungsbildern vor:

1. Die Skleridien werden langsam schmaler und mit geringeren Zwischenräumen angelegt. Die Verdichtung kann so stark sein, daß sie dunkler erscheint als das Sommerwachstumsfeld. Anschließend folgt dann der Peripherie der Schuppe zu ein relativ schneller Übergang zu wieder breiteren Skleridienabständen (Beginn der nächsten Wachstumsperiode).
2. Die primären Radien verlaufen in den meisten Fällen bis zum Schuppenrand durch. Gelegentlich aber verschwindet eine solche Radiärfurche in einem bestimmten Schuppenbezirk.
3. In Ein- oder Mehrzahl beginnen sekundäre Radien auf einem fast gleichen Schuppenhorizont.
4. In einem inneren Schuppenbezirk beider Lateralfelder laufen Skleridien aus (Ende des Winterwachstums). Darauf folgen gegen die Peripherie der Schuppe zu normal ausgebildete Skleridien (Beginn des Sommerwachstums).

Petrov—Petruschewsky (26) definieren letztere Tatsache, indem sie schreiben: „Der Charakter der Skleridienablagerung am Rande des sich bildenden Ringes ist manchmal ein anderer als in den anderen Punkten des Sommerwachstumsfeldes. So wird oftmals eine Verengung oder Auskeilung von Skleridien beobachtet.“ Sie erklären diese Ausbildung mit der Auffassung, daß ein Wachstumsstillstand der Schuppe eintritt und in dessen Folge die, wenn auch nur teilweise angelegten Skleriden, gehemmt werden, ja sogar „abgetötet“ werden. Mit dem Beginn des neuen Wachstums lagern sich die neuen Skleridien um die im vorigen Jahre abgelegte Ebene an. Diesen Wachstumsstillstand der Schuppe physiologisch zu erklären, ist eine Möglichkeit. Jedoch könnte bei einem auf solche Weise bedingten Wachstumsstillstand auch die Anlage von zwar durchlaufenden, aber enger stehenden und möglicherweise dünneren Skleridien auftreten, in deren Folge keine Formveränderung der Schuppe einsetzen würde. Außerdem könnte diese „Auskeilung“ von Skleridien auch regellos über verschiedene Felder der Schuppe verteilt werden. Tatsächlich ist sie aber im allgemeinen auf die Lateralfelder beschränkt.

Es ist nun eine Erfahrungstatsache, daß Fische allgemein bei verminderter Nahrungsaufnahme ihre Körperproportion Höhe : Länge zugunsten der Länge ändern. Deshalb ist naheliegend, die Formveränderung des Körpers, also eine Höhenabnahme, als eine

Behinderung des Schuppenwachstums nach der Breite zu anzunehmen. Mit Beginn des Sommerwachstums sind jedoch die rein ausbreitungsmäßigen Grundlagen zu einer Schuppenentwicklung auf ganzer Ausdehnung erneut gegeben, und damit setzt sich dann das Wachstumsfeld des kommenden Sommers in regulärer Struktur weiter an. In gleicher Weise wie die Auskeilung von Skleridien ließe sich auch die Veränderung in der Ausbildung von Radien durch Proportionsänderungen, Druckeinwirkung, Spannung und Entlastung erklären.

Es wäre nun falsch, alle diese Bildungen und Veränderungen einseitig von Formschwankungen des Fischkörpers herleiten zu wollen. Ihre Ursache liegt sicher in inkretorischen und ganz allgemeinen Umstellungen des Stoffwechsels. Die Art und Ausbildung einer Schuppenmarke scheint jedoch in erster Linie die Folge mechanischer Faktoren zu sein.

Ein Winterring kann durch sämtliche eingangs erwähnte Charakteristika gekennzeichnet sein. Schon bei verschiedenen Schuppen des gleichen Fisches, mehr noch aber bei Schuppen von verschiedenen Fischen gleicher Herkunft kann das Erscheinungsbild des Winterringes so variieren, daß die einzelnen kennzeichnenden Faktoren unterschiedlich zusammentreten oder aber nur jeweils allein vorhanden sind. Die nachgewiesene Variabilität in der Ausbildung der Winterringe bei einem Fisch dürfte die Auffassung einer mechanischen Beeinflussung unterstützen. So sind doch im wesentlichen die inkretorischen Vorgänge bei einem Fisch in ihrer Auswirkung auf die Schuppen gleich. Unterschiedlich ist lediglich die Lage der verschiedenen Schuppen am Körper und die Einflüsse mechanischer Art, denen speziell die Einzelschuppe oder eine Schuppenreihe unterliegt.

Die Anlage solcher Ringe kann mehrerlei Ursachen haben und ist daher nicht allein auf „Winter“-Ringe beschränkt. So spricht Herrmann (11) von Laichmarken, die sich offenbar bei Schleien im Spätsommer ausbilden. Das Bild dieser Marken unterscheidet sich von den Winterringen lediglich durch seine schwächere Kontur, besonders bei noch nicht laichreifen Fischen. Er beschreibt sie „... als eine schwache Grenzlinie innerhalb der konzentrischen Ringe und weiterhin gekennzeichnet durch das Einsetzen sekundärer Radialstrahlen.“ Die Erklärungen Herrmanns sowie meine Ansicht über die Ausbildung der sekundären Radien wurde bereits im Zusammenhang mit der Radienbildung eingehender besprochen.

Störungszonen im Sinne Herrmanns konnte ich auch bei Karpfen feststellen. Sie sind jedoch nicht auf allen Schuppen zu erkennen, auf manchen scheinen sie völlig zu fehlen, oder ihre Ausbildung ist so schwach, daß ein Erkennen unmöglich ist. Grundsätzlich scheinen zum Zwecke der Altersbestimmung beim Karpfen Schuppen aus jeder beliebigen Körperregion geeignet, so weit es sich nicht um Regenerate oder pathogene Typen handelt und so weit der bedeckte Teil eine zur gründlichen Untersuchung nötige Ausdehnung besitzt. Am zweckmäßigsten wird man zur Altersbestimmung die 5. bis 10. Schuppe jeweils der drei nächsten Reihen oberhalb und unterhalb der Seitenlinie heranziehen. An der Schuppe selbst sind beim Karpfen wohl das Oralfeld wie auch die Lateralfleder am übersichtlichsten, kurz der Teil, den wir als imbedded portion, den bedeckten Teil bezeichnen. Das Caudalfeld eignet sich wegen seiner starken Pigmentierung und seiner dickeren Skleridenstruktur weniger zur Altersbestimmung.

5. b) Wachstumsrückberechnung

Die Untersuchung wie die Besprechung der Winterringe und der damit zusammenhängenden Altersbestimmung wäre nicht vollständig, wollte man nicht aus den Erkenntnissen den praktischen Nutzen ziehen. Zweifellos steht die Bestimmung des Alters beim Fisch und damit seine Wachstumsgeschwindigkeit im Mittelpunkt fischereilichen Interesses. Das gilt vor allem für Wildfische aus Flüssen und Seen. Beim Karpfen hat die Wachstumsrückberechnung nur bedingte Bedeutung, weil in der Teichwirtschaft der Fisch unter ständiger Kontrolle steht und Länge sowie Gewicht beim Einsatz bekannt sind. Der Wildkarpfen aus Flüssen und Seen aber spielt fischwirtschaftlich eine unter-

geordnete Rolle und die Wachstumsrückberechnung hätte mehr theoretisches Interesse. Die Tatsache aber, daß man oftmals im Zusammenwirken mit der Altersbestimmung auch die Rückberechnung der Länge durchführt, scheint nach den Ansichten und Untersuchungen einiger Autoren einer kritischen Überlegung wert, ganz besonders deshalb, weil hier ein größeres Material von Schuppen eines Fisches vergleichende Behandlung und Untersuchung zuläßt.

Herrmann (11) stellt bei seinen Schleienuntersuchungen berechtigt den Grundsatz auf: „Voraussetzung für die Brauchbarkeit der Wachstumsrückberechnung ist die Notwendigkeit, daß Schuppen- und Körperwachstum unabhängig von Alter und Größe der Fische stets gleiche Intensität aufweisen.“ Er schreibt jedoch weiter, daß „das sogenannte veränderte Wachstum der Schuppen gerade in den jüngsten Altersstadien ... bei fast allen bisher untersuchten Fischarten beobachtet worden sei.“ Er konnte bei den Schleien finden, daß das Schuppenwachstum der jungen Schleie (0-Gruppe) hinter dem der folgenden Jahrgänge auffallend zurückbleibt. Schilde (31b) berichtet, daß die Verhältniszahlen für die Altersgruppe 0 bei der Plötze nur 3 % von der Norm abweichen, während Herrmann eine Abweichung von 50 % feststellen kann.

Mit dem mir zur Verfügung stehenden Material ist es nun selbstverständlich nicht möglich, die Verschiebung im Verhältnis Schuppenwachstum : Körperwachstum bei den einzelnen Altersgruppen des Karpfens fortlaufend zu untersuchen, so daß daraus allgemein gültige Gesetzmäßigkeiten abgeleitet werden könnten. Es wurden jeweils 3 Fluß- und Teichkarpfen untersucht, die den Altersklassen 1—3 angehörten.

Um die Proportionalität Schuppenwachstum : Körperwachstum wenigstens für das vorhandene Material zu ermitteln, wurde von allen in einer Reihe (AU) liegenden Schuppen die Gesamtlänge gemessen. Die durch Addition gefundene Zahl wird als Gesamtschuppenlänge bezeichnet. Die Messung der Schuppenlänge hat gegenüber den üblichen Messungen vom Wachstumszentrum zum Schuppenrand folgende Vorteile:

1. Bei einer eventuell durch Hemmung eintretenden Verschiebung des Wachstumszentrums (Schultergürteltyp) bleibt der Meßfehler innerhalb tragbarer Grenzen.
2. Es ist naheliegend, zum Vergleich mit der Körperlänge die bei der Schuppe gleichgerichtete Dimension zu wählen.
3. Durch die Unabhängigkeit des Begriffs Gesamtschuppenlänge von der Schuppenzahl einer Reihe (in diesem Falle einer Längsreihe) ist ein wenigstens unter den Einzelfischen vergleichbares Maß gegeben, da anzunehmen ist, daß mit steigender Schuppenzahl einer Reihe die relative Schuppengröße abnimmt.
4. Durch diese gerichtete Entnahme der Schuppen in einer Reihe ist bei Division der Gesamtlängenschuppe durch die Schuppenzahl (Berechnung des Mittelwertes der Schuppenlänge einer Reihe) eine Möglichkeit gegeben, von einer größeren Anzahl Schuppen einen exakten und vergleichbaren Mittelwert zu bekommen.

Tabelle 3

Verhältnis der Gesamtschuppenlänge zur Fischlänge

Nr.	Alter	Herkunft	Fischlänge in cm	Schuppenzahl in der AU- Längsreihe	Gesamt- schuppen- länge in cm	Verhältnis Gesamtschuppen- länge : Fischlänge
725	K ₁	Fluß	13,2	32	20,60	1,56 : 1
728	K ₂	Fluß	24,5	39	33,95	1,38 : 1
729	K ₃	Fluß	31,0	37	48,56	1,56 : 1
203	K ₁	Teich	18,0	35	29,88	1,66 : 1
202	K ₂	Teich	27,5	35	48,93	1,78 : 1
201	K ₃	Teich	33,0	39	63,88	1,93 : 1

Tabelle 3 zeigt im Verhältnis zwischen Fischlänge und Schuppenlänge folgende Zusammenhänge: Ganz allgemein ist die Schuppenlänge der Flußkarpfen gegenüber der beim Teichkarpfen im Verhältnis zur jeweiligen Körperlänge geringer. Dafür gibt

es zwei Erklärungsmöglichkeiten: Einmal kann in Abhängigkeit von einer nötigen Schuppenverbreiterung zur besseren Verankerung auch eine Verlängerung eintreten. Zum anderen mag auch infolge der starken Breiten- und Höhenentwicklung der Teichkarpfen eine verminderte relative Längenentwicklung des Körpers resultieren. Demnach ist also der Teichkarpfenschuppe zur Breitenentwicklung Raum gegeben, und da sie zu einer gleichmäßigen Entwicklung nach allen Richtungen neigt, erscheint auch ihre Länge im Verhältnis zur Körperlänge vergrößert.

Innerhalb der Flußkarpfen selbst bleibt beim K_2 die Schuppenlänge gegenüber der Körperlänge etwas zurück. Die Verhältnisse von Brütling und K_3 sind gleich. Bei den Teichkarpfen nimmt die Fischlänge gegenüber der Schuppenlänge vom K_1 zum K_3 fortlaufend ab. Wenn nun auch die Gesamtlänge der Schuppen dieser Berechnung zugrunde liegt, so darf man doch mit Sicherheit annehmen, daß das Wachstum der Schuppe gegenüber dem Längenwachstum des Fisches altersbedingten Änderungen unterworfen ist. Es wäre jedoch verfehlt, die aus diesem geringen Material gewonnenen Zahlenwerte generell auf die Verhältnisse beim Karpfen ausdehnen zu wollen.

Bedingung für eine exakte Rückberechnung ist nicht nur eine gleichbleibende Wachstumsintensität von Schuppe und Körper, sondern auch eine gleichzeitige Anlage von Winterringen zumindest bei Fischen gleicher Herkunft.

Nun haben A. und G. Darnevig (6) bei Forellen nicht nur verschiedener, sondern auch gleicher Herkunft den Nachweis erbracht, daß dieselben ihren Winterring zu verschiedenen Zeiten anlegen können. Nümann und Sella (25) untersuchten später dieses Problem bei einigen Forellenarten des Gardasees und bei Blaufelchen des Bodensees. Sie konnten bei den bearbeiteten Arten nicht nur stark abweichende zeitliche Verschiedenheit bei der Anlage der Winterringe feststellen, sie konnten auch aus ihren Ergebnissen allgemein ableiten: „Je schneller ein Fisch wächst (und das trifft natürlich hauptsächlich für die Individuen der jüngeren Jahrgänge zu), um so frühzeitiger bildet er den Winterring aus.“ Beim Carpio (*Salmo carpio*) des Gardasees kann der Winterring beispielsweise von Dezember bis einschließlich Juli angelegt werden. Berechtigt weisen deshalb die beiden Autoren auf die Schwierigkeiten hin, die durch eine derartige Verschiedenheit in der Anlage der Winterringe für die Rückberechnung bestehen.

Schon bei meinen Untersuchungen am Flußbarsch (*Perca fluviatilis*), die noch unveröffentlicht sind, konnte ich feststellen, daß selbst beim gleichen Fisch das relative Wachstum der Schuppen und gewisser Schädelknochen verschieden sein kann. Diese Wachstumsschwankungen habe ich für den Barsch folgendermaßen zu deuten versucht: Die Schuppen liegen in einer Wachstumsebene, auf der sich Formveränderungen des Körpers sowohl in der Höhen- wie auch der Längen- als auch in der Breitendimension auswirken. Ihrer Funktion nach sind sie Körper bedeckend und ein Zusammenhang zwischen Körperformschwankungen und Schuppenformschwankungen ist nicht abzustreiten. So wirkt eine Höhen- und Breitenentwicklung des Körpers bis zu einem gewissen Grade schuppenverbreiternd, die Längenentwicklung des Körpers schuppenverlängernd. Dieser Zusammenhang ist begreiflich und auch aus den vorliegenden Untersuchungen abzuleiten. Die untersuchten Schädelknochen beim Barsch liegen nun in verschiedenen Wachstumsebenen: Das Operculum beispielsweise in hauptsächlich dorsal-ventraler Richtung, das Endopterygoid vorwiegend in oral-caudaler Richtung wie auch in der Breitendimension. Beim Vergleich der Marken an den Schädelknochen und den Schuppen konnte festgestellt werden, daß in einem Falle eine Marke relativ weit an der Peripherie des Knochens angelegt wurde, während sie bei der Schuppe dem Wachstumszentrum relativ näher lag. In anderen Fällen waren die Verhältnisse umgekehrt. Nun liegen die Schädelknochen in einem anderen Körperteil und darüber hinaus in einer anderen Wachstumsebene als die Schuppen.

Mit einer Verbreiterung des Schädels ist eine Breitenzunahme des Endopterygoids verbunden, während die Schuppe unbeeinflusst bleibt. Die Abhängigkeit der Kopfgröße vom Ernährungszustand des Fisches im Verhältnis zur Körpergröße wurde von Wunder (35a) bei Karpfen-Hunger- und -Mastformen eindeutig herausgestellt. Diese Feststellungen zeigen, daß in den einzelnen Körperregionen ein relativ verschiedenes

Wachstum möglich ist. Jahreszeitliche Formveränderungen des Körpers wirken sich in einer Art „rhythmischen Wachstums“ in die verschiedenen Dimensionen und Ebenen aus. So sind bei einer Längenentwicklung des Kopfes vorwiegend die in dieser Ebene gelagerten Schädelknochen betroffen, während eine Zunahme der Körperlänge (ohne Kopf) sich in erster Linie auf die Schuppenlänge auswirkt.

Nun stand mir für die Untersuchungen an Karpfen nur Material ohne Kopf und ohne Kiemen zur Verfügung, so daß das Wachstum in die verschiedenen Ebenen nicht weiter nachgeprüft werden kann. Soweit sich ein in verschiedene Dimensionen gerichtetes Wachstum auf der Schuppe ausprägt, wurde es im Abschnitt Schuppengröße erfaßt. Das relative Wachstum vollzieht sich demnach einmal in Abhängigkeit von der Körperebene und zum anderen in Abhängigkeit von der jeweiligen Körperebene. Um zu überprüfen, ob Schuppen in der gleichen Wachstumsebene und am gleichen Körperteil Wachstumsschwankungen unterworfen sind, wurden beim vorliegenden Karpfenmaterial jeweils die Schuppen einer Längsreihe und die einer Diagonalreihe vermessen (Tabelle 4—8). Die Längsreihe stellt die erste Reihe (AU) unterhalb der Seitenlinie dar

Tabelle 4

Lage der Wachstumsmarken auf den Schuppen
(Flußkarpfen K₂ Nr. 728)

b) Messungen in der Längsreihe

Schuppen-Nr.	Längsmaß					Seitenmaß				
	1. Marke	2. Marke	3. Marke	4. Marke	Endlänge	1. Marke	2. Marke	3. Marke	4. Marke	Endlänge
1.	entfällt wegen Hemmung									
2.	36,9	—	58	—	1,9	61,1	—	83,3	—	1,8
3.	45,7	52,1	80	—	1,75	61,1	69,5	85,5	—	1,8
4.	43,7	46,1	75	84,5	1,6	55,2	63	79	84,1	1,9
5.	42,2	52,6	73,9	84,1	1,9	52,5	65	80	—	2,0
6.	Ersatzschuppe									
7.	42,2	52,6	73,9	—	1,9	50	62,3	80	—	2,0
8.	Ersatzschuppe									
9.	Ersatzschuppe									
10.	50	—	72,2	83,2	1,8	59,4	76,5	85,4	—	1,7
11.	39	50	77,8	—	1,8	40,4	53,6	77,8	83,1	1,8
12.	39	50	77,8	—	1,8	47,1	59	82,5	—	1,7
13.	Ersatzschuppe									
14.	Ersatzschuppe									
15.	39	50	72,2	77,8	1,8	54,6	61,7	79,9	89	1,65
16.	41,1	53	70,4	82,5	1,7	51,5	53	74,2	90,4	1,55
17.	Ersatzschuppe									
18.	38,3	50	70,4	76,7	1,7	53,4	60	76,5	86,9	1,5
19.	37,6	50	75	—	1,6	53,6	67,9	78,6	—	1,4
20.	43,8	56,2	81,3	—	1,6	53,6	60,7	71,4	—	1,4
21.	46,8	53,4	73,6	—	1,5	50	60,7	71,4	—	1,4
22.	40	53,4	73,6	—	1,5	42,9	57,2	71,4	—	1,4
23.	46,2	69,7	77	—	1,3	58,3	66,7	75	—	1,2
24.	43,4	53,4	70,1	—	1,5	46,2	61,6	73,1	—	1,3
25.	44,4	59,2	77,8	—	1,35	43,4	60,9	73,3	—	1,15
26.	46,2	53,9	76,9	—	1,3	50	62,6	75	—	1,1
27.	42,9	53,6	71,4	—	1,4	54,5	63,6	81,9	—	1,1
28.	46,2	53,9	76,9	—	1,3	50	63,6	81,9	—	1,1
29.	41,7	54,2	79,3	—	1,2	47,7	57,1	71,2	—	1,05
30.	43,4	52,2	73,3	—	1,15	47,7	57,1	81	—	1,05
31.	44	52	72	—	1,25	50	59,1	81,9	—	1,1
32.	41,7	54,2	75	—	1,2	47,7	57,1	81	—	1,05
33.	45,9	58,3	75	—	1,2	45	50	75	—	1,0
34.	50	60	80	—	1,0	40	60	80	—	1,0

(Tabelle 4, 5 und 6); die Diagonalreihe ist die von dorsal-oral nach ventral-caudal verlaufende Reihe, in der die 19. Schuppe der AU-Reihe liegt. Zum Vergleich sind die Tabellen der Längsreihe des Fluß-K₂ (Tabelle 4) und Fluß-K₃ (Tabelle 6) sowie des Teich-K₂ (Tabelle 5) angeführt, und für die Diagonalreihe die Tabellen des Teich-K₂ und Fluß-K₂ (Tabellen 7 und 8).

Tabelle 5

Lage der Wachstumsmarken auf den Schuppen
(Teichkarpfen K₂ Nr. 202)

b) Messungen in der Längsreihe

Schuppen-Nr.	Längsmaß				Seitenmaß			
	1. Marke	2. Marke	3. Marke	Endlänge	1. Marke	2. Marke	3. Marke	Endlänge
1.	46,1	—	77	1,3	52	—	72	2,5
2.	fehlt							
3.	36,7	—	73,5	2,45	40,8	—	81,6	2,45
4.	29,2	—	66,8	2,4	37,1	—	72,3	2,7
5.	38,5	57,8	75	2,6	46,1	65,2	76,9	2,6
6.	31,6	—	67,4	2,6	51,2	—	81	2,15
7.	31,6	—	69,1	2,6	39,2	—	76,4	2,55
8.	33,3	—	74	2,7	40,8	—	78,6	2,45
9.	33,3	—	74	2,7	40,8	—	73,5	2,45
10.	38,5	—	69,1	2,6	41,9	—	69,3	2,45
11.	40	—	83	2,5	44	—	92,1	2,5
12.	36	—	70,9	2,5	39,1	—	73,9	2,3
13.	30,9	—	78,9	2,3	38,3	—	78,7	2,35
14.	32,7	—	62,2	2,45	46,7	—	77,8	2,25
15.	39,1	—	65,1	2,3	42,9	—	78,9	2,3
16.	29,2	—	75	2,4	31,8	—	72,3	2,2
17.	29,6	50	81,9	2,2	31,8	45,5	81,9	2,2
18.	—	67,1	—	2,2	—	—	81,9	2,2
19.	33,8	47,7	71,4	2,1	27,6	52,3	83,2	2,1
20.	33,3	—	73,9	2,1	40	—	80	2,0
21.	35,9	—	69,2	1,95	45	—	75	2,0
22.	31,5	—	68,2	1,9	47,4	—	79	1,9
23.	30	—	75	2,0	35	—	75	2,0
24.	15	—	70	2,0	19,1	—	71,3	2,1
25.	30	—	75	2,0	29,5	—	72,9	1,85
26.	—	—	73,8	1,9	—	—	83,4	1,8
27.	—	55,6	80,6	1,8	—	55,6	72,4	1,8
28.	—	45	75	2,0	—	56,2	81,1	1,6
29.	—	—	77	1,95	—	—	72,9	1,65
30.	34,3	—	65,8	1,75	43,7	—	75	1,6
31.	—	50	75	2,0	—	54,9	77,4	1,55
32.	—	56,4	82,1	1,95	—	56,2	81,1	1,6
33.	—	50	77,9	1,8	—	48,3	79,1	1,45
34.	—	64,2	85,7	1,4	—	62,5	96	1,2

Nun zeigen die Tabellen, daß nicht nur bei Fischen gleicher Herkunft der Winterring zu verschiedenen Zeiten angelegt wird, selbst die Schuppen eines Fisches und derselben Körperregion variieren in der Anlage des Winterringes. Nun ist die endgültige Schuppengröße nicht nur lagebedingten Größenschwankungen unterworfen, sondern außerdem noch Schwankungen, die unabhängig davon auch die Einzelschuppe mitmacht. So ist es auf den Tabellen an Beispielen sehr gut zu erkennen, daß eine ihrer Lage nach kleiner zu erwartende Schuppe, weil caudalwärts gelegen, größer ausgebildet wird. Davon ausgehend ist zu fragen, ob die Anlage der Winterringe tatsächlich zu verschiedenen

Zeiten erfolgt oder aber ob die Schuppengröße zu einer bestimmten Zeit verschieden ist und der Winterring gleichzeitig angelegt wird.

Um diese Frage zu klären wäre nötig, die prozentuale Schwankung der Endlänge mit der einer beliebigen Marke zu vergleichen. Dies ist aber aus den oben erwähnten Gründen nicht möglich, so daß eine sichere Beantwortung dieser Frage offen bleibt.

Tabelle 6

Lage der Wachstumsmarken auf den Schuppen
(Flußkarpfen K₃ Nr. 729)

b) Messungen in der Längsreihe

Schuppen-Nr.	Längsmaß			Endlänge	Seitenmaß			Endlänge
	1. Marke	2. Marke	3. Marke		1. Marke	2. Marke	3. Marke	
1.	entfällt wegen Hemmung							
2.	40	66,6	—	1,5	54,4	63,7	—	2,2
3.	45	65	—	2,0	47,9	65,2	—	2,3
4.	ohne Wachstumszentrum							
5.	42,7	66,8	—	2,4	51,9	61,5	—	2,6
6.	44	65,9	—	2,5	48,1	65,9	—	2,5
7.	42,3	63,2	88,5	2,6	47,9	64,8	87,5	2,4
8.	42,3	69,1	88,5	2,6	54,1	68,9	83,2	2,4
9.	44,2	63,2	—	2,6	52,1	67,4	—	2,3
10.	46,3	69,1	—	2,6	50	67,1	—	2,2
11.	42,3	69,1	—	2,6	52,3	67,1	—	2,2
12.	fehlt							
13.	48,1	65,4	88,5	2,6	50	63,7	91	2,2
14.	46	65,9	90	2,5	48,8	62,2	84,5	2,25
15.	42,7	50	75	2,4	52,4	61,4	76,2	2,1
16.	45,9	62,6	79,4	2,4	53,7	73,2	83	2,05
17.	42	64	—	2,5	53,7	63,4	—	2,05
18.	45,9	62,6	—	2,4	48,8	68,3	—	2,05
19.	47,8	61,8	85,4	2,1	43,9	61	78,1	2,05
20.	Ersatzschuppe							
21.	38,1	47,6	73,9	2,1	44,5	50	77,9	1,8
22.	50	68,9	—	2,1	52,6	62,2	—	1,9
23.	45,4	70,4	77	2,2	52,6	58	68,4	1,9
24.	47,8	—	77	2,2	48,6	—	75,8	1,85
25.	45	65	—	2,0	47,4	55,6	—	1,8
26.	47,4	68,4	—	1,9	41,8	55,6	—	1,8
27.	Ersatzschuppe							
28.	Ersatzschuppe							
29.	Ersatzschuppe							
30.	fehlt							
31.	47,4	58,0	63	1,9	46,9	56,2	62,6	1,6
32.	Ersatzschuppe							
33.	—	61,6	—	1,8	—	60	—	1,5
34.	46,9	69	—	1,6	42,9	64,3	—	1,4
35.	—	63,2	—	1,1	—	72,8	—	1,1

Ohne jedoch den Beweis durch Zahlenwerte erbringen zu können, erscheint es so, als ob tatsächlich eine zeitlich verschiedene Anlage der Winterringe erfolge. Beim Vergleich der Schuppenendlängen untereinander findet man nicht so häufig Schwankungen in der im vorhergehenden Abschnitt erwähnten Art wie gerade Schwankungen in der Lage der Marken. In einigen Fällen freilich ist bei gleicher Endlänge auch die Stellung der Marken gleich. Häufiger stimmen hier die dem Rand am nächsten liegenden, also die zuletzt angelegten Marken mit den Endlängen überein. Seltener finden wir den Fall,

Tabelle 7

Lage der Wachstumsmarken auf den Schuppen
(Teichkarpfen K₂ Nr. 202)

a) Messungen in der Diagonalleihe

Reihe	Längsmaß				Seitenmaß				
	1. Marke	2. Marke	3. Marke	Endlänge	1. Marke	2. Marke	3. Marke	4. Marke	Endlänge
SL	37,2	—	69,9	2,15	38,1	—	78,6	—	2,1
AO	38,3	—	72,4	2,35	47,8	—	74,9	—	2,2
BO	50	—	75	2,4	53,6	—	79	—	2,15
CO	39,2	—	72,9	2,3	45,9	—	79,2	—	2,4
DO	32,6	—	—	2,3	39,2	—	72,9	—	2,3
EO	35	—	65	2,0	58,2	—	75	—	1,2
					39,2	—	65,2	—	2,3
FO	45	—	80	2,0	40	—	70	—	1,0
					45,4	—	72,6	—	1,65
AU	23,8	47,6	73,9	2,1	28,6	52,4	81	—	2,1
BU	27,9	55,8	76,8	2,15	34,1	56,2	63,4	80,5	2,05
CU	27,5	—	75	2,0	36,6	—	80,5	—	2,05
DU	30	—	75	2,0	40	—	75	—	2,0
EU	—	—	75	1,6	—	—	78,9	—	1,9
FU	24,0	—	72,2	1,25	33,6	—	81,5	—	1,45
BrR	32,4	—	70,1	1,85	54,5	—	95,1	—	1,1

Tabelle 8

Lage der Wachstumsmarken auf den Schuppen
(Flußkarpfen K₂ Nr. 728)

a) Messungen in der Diagonalleihe

Reihe	Längsmaß				Endlänge	Seitenmaß				Endlänge
	1. Marke	2. Marke	3. Marke	4. Marke		1. Marke	2. Marke	3. Marke	4. Marke	
SL	44	53	79,5	88	1,7	50	62,5	75	81,2	1,6
AO	38,2	44	70,5	76,5	1,7	47	56	75	81,2	1,6
BO	41	47	73,5	—	1,7	50	60	80	—	1,5
CO	38,6	51,5	72	—	1,55	50	60	73	—	1,5
DO	35,6	50	78,5	—	1,4	46,1	61,5	77	—	1,3
EO	42,4	54	81	—	1,3	55,5	72	—	—	0,9
FO	42,4	54	77	—	1,3	55,5	61	83	—	0,9
AU	37,5	50	75	—	1,6	53,5	68	78,5	—	1,4
BU	43,8	50,5	75	—	1,6	51,8	55	76	—	1,45
CU	40	53,4	73,5	—	1,5	50	64	75	—	1,4
DU	46,2	—	73	—	1,3	54	—	77	—	1,3
EU	50	—	71	—	1,2	52,5	—	68	—	1,05
FU	60	—	80	—	1,25	43,5	—	69,5	—	1,15
BaR	56,5	—	76	—	2,3	59	—	76,5	88	1,7

An den einzelnen Schuppen wurden besonders hervortretende Marken in ihrem jeweiligen Abstand vom Wachstumszentrum aus in zwei Dimensionen vermessen. Das Längsmaß bezeichnet die Meßlinie vom Wachstumszentrum zum Oralrand, das Seitenmaß die Meßlinie vom Wachstumszentrum zum Dorsalrand der Schuppe. Der Abstand vom Wachstumszentrum zum jeweiligen Schuppenrand ist als Endlänge bezeichnet und hier im Maßstab 1 : 3 vergrößert eingetragen. Zur Festlegung der Wachstumsmarke wurde zunächst ihr Abstand vom Wachstumszentrum auf der entsprechenden Meßlinie festgehalten und diese Zahl in prozentuales Verhältnis gesetzt zur bekannten Endlänge, die als Wachstumsabschluß mit 100 % angenommen wurde. Nur so ist ein direkter Vergleich unter den Einzelschuppen möglich. Die Maße gleichartiger Marken sind, so weit es möglich war, in den entsprechenden Reihen untereinander aufgeführt. Freilich hätten manche Zahlenwerte sowohl in die eine wie auch in die andere Reihe eingegliedert werden können, so daß in Einzelfällen die Gleichartigkeit der Marken bei den verschiedenen Schuppen nicht unbedingt garantiert werden kann. Es ist deshalb nicht möglich, Schwankungsbreite und Mittelwert der einzelnen Marken festzuhalten.

bei dem die ersten, also die inneren Schuppenmarken miteinander übereinstimmen und die äußeren nicht (bei gleicher Endlänge). Sehr selten besteht eine Gleichartigkeit in der Lage aller Marken, und die Endlänge ist verschieden groß. Ebenso selten finden wir unter den untersuchten Schuppen eine Übereinstimmung aller Marken und der Endlänge, wobei aber eine Vergleichsschuppe eine Marke mehr ausgebildet hat. In den meisten Fällen jedoch liegen Unterschiede in der Lage der Marken vor, während Schwankungen in der Endlänge weit seltener sind. Wenn die Marken bei allen Schuppen gleichzeitig angelegt würden, also die Schuppen zu diesem Zeitpunkt Größenunterschiede aufwiesen, müßten die Schwankungen von Marken und Endlängen bei den untersuchten Schuppen annähernd gleich sein. Die Tatsache aber, daß Schwankungen in der Lage der Marken häufiger als Schwankungen der Endlänge sind, erlaubt den Schluß, daß die Anlage der Marken auch zeitlich verschieden erfolgt. Hinzu kommen noch die vorher erwähnten Schwankungen der Endlänge; denn es ist kaum anzunehmen, daß eine größer angelegte Schuppe mit der Anlage des Winterringes „wartet“, bis die Nachbarschuppen ihre Größe erreicht haben.

Wie schon früher gezeigt wurde, und wie es auch die vorhergehenden Überlegungen ausdrücken, ist das Wachstum der Einzelschuppe am Fisch zwar innerhalb gewisser Schranken festgelegt, doch bezüglich der Größe durchaus nicht als starr aufzufassen. Ohne daß eine nennenswerte Störung in der Beschuppung auftritt, ändert sich die Größe der Einzelschuppe und damit auch das Größen- und Wachstumsverhältnis ständig.

Sicherlich sind es sowohl innere Faktoren, die eine Ringbildung mit kontrollieren, wie auch äußere Faktoren, denen der Fisch als Ganzes unterworfen ist. Ursächlich dürften jedoch immer die äußeren Faktoren sein (Temperatur, Nahrungsangebot, Gewässer usw.), wie N ü m a n n und S e l l a (25) feststellten. Damit ist jedoch nur die Verschiedenheit der Anlage von Winterringen bei verschiedenen Individuen zu erklären. Eine Erklärung für die verschiedene Anlage beim gleichen Fisch, ja sogar in der gleichen Körperregion läßt sich nur geben, wenn man von den Einflüssen ausgeht, welchen die Einzelschuppe unterliegt. Der Faktorenkomplex, welcher eine solche Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der Einzelschuppen hervorbringt, läßt sich meines Erachtens nach im wesentlichen aufgliedern wie folgt:

- a) Proportionsveränderungen des Körpers,
- b) verschiedene Beweglichkeit in den einzelnen Körperregionen,
- c) unterschiedliche mechanische Beanspruchung.

Im Zusammenhang mit der Bildung der Radien wurde bereits erwähnt, daß Gestaltsveränderungen des Fisches sich auch hemmend auf die Ausbildung der Schuppen auswirken können. Auch das Auslaufen von Wachstumsringen deutet in vielen Fällen darauf hin, daß durch Reibung der Schuppen aneinander Hemmungen bei der Anlage neuer Skleridien erfolgen können. Man könnte sich vorstellen, daß infolge einer Gestaltsveränderung des Körpers (wie das ja bei Hunger und Mast, Sommer und Winter der Fall ist (W u n d e r 35a), die Spannung der Körperhaut und damit die Lage der Schuppe verändert wird. Die Schuppen müßten bei Verminderung der Hautspannung etwas enger aneinander treten, so daß offensichtliche Hemmungen selbst in der Anlage auch nur eines Ringes bestehen. Unterschiedliche Beweglichkeit in den einzelnen Körperregionen wirkt sich deshalb besonders stark aus. Auch die verschiedene Lage einzelner Schuppen gegenüber den Schuppen ihrer Umgebung, welche eine unterschiedliche mechanische Beanspruchung bedingt, erklärt eine derartige Mannigfaltigkeit. Dieselbe drückt sich vor allem in Schwankungen der Schuppengröße aus. Mit Beginn des Frühjahrswachstums und der Entwicklung der Gonaden wird diese Hemmung ungleichmäßig aufgehoben und die Schuppe hat die Möglichkeit weiter zu wachsen. Zum Vergleich des verschiedenen Schuppenwachstums und der ebenso verschiedenen, in Prozentwerten ausgedrückten Lage der Marken in der Breiten- und Längendimension sind in den Tabellen Längen- und Seitenmaß angegeben. Wie aus den Tabellen zu ersehen ist, schwankt sogar das Seitenmaß gegenüber dem Längsmaß bei einer Schuppe und selbst bei einer Marke. Es ist demnach nicht gleichgültig, ob man am Oralfeld oder am Dorsalfeld seine Messung vornimmt.

Beim Fluß- K_2 sind immer drei, in einzelnen Fällen sogar vier Marken auf der Schuppe ausgebildet. Der Zwischenraum, also die Wachstumszone zwischen der ersten Marke und der zweiten, wie auch zwischen der dritten und der vierten ist in einigen Fällen dunkler ausgebildet, woraus man schließen könnte, daß der Fisch auch während des Winters und einer offensichtlich im Sommer aufgetretenen Wachstumsstörung langsam weitergewachsen ist. Der Anfang und das Ende dieser dunklen Zonen sind, soweit sie auf den Schuppen ausgebildet waren, in der Tabelle aufgeführt. Die Verschiedenheit auch dieser Maßverhältnisse verstärkt den Eindruck, daß das andersartige Wachstum beginnt, wenn eben für diese Schuppe die Wachstumsverhältnisse sich ändern. Diese Veränderungen können nun offenbar bei den einzelnen Schuppen zu verschiedenen Zeitpunkten eintreten und bedingen somit eine zeitlich verschiedene Anlage der Ringe.

Ganz allgemein haben wir bisher von Marken gesprochen, die sich auf der Schuppe ausprägen in gleicher Weise wie die Winterringe. Einer derartigen Betrachtungsweise liegt der Gedanke zugrunde, daß gleiche Ursachen sich auf dem Bild der Schuppe weitgehend gleichartig als Marken ausprägen, die wiederum unter sich vergleichbar sind.

Da wir mit Beginn des Sommerwachstums die „Geburt“ des Karpfens annehmen und das hier verwendete Material in den Monaten September und Oktober gefangen wurde, sind die K_1 einsömmerig (einhalbjährig), die K_2 zweisömmerig (eineinhalbjährig) und die K_3 dreisömmerig (zweieinhalbjährig). Die K_1 hätten demnach noch keinen Winterring angelegt, die K_2 einen und die K_3 zwei. Eine Fehlbestimmung des Alters scheidet bei dem vorliegenden jungen Material aus, weil auch der Zustand der Gonaden mit zur Altersbestimmung herangezogen werden konnte. Es finden sich aber auf den Schuppen mehr Marken als Winterringe vorhanden sein können. Diese Ringe müssen auf Einflüsse zurückgeführt werden, die denen des Winters in der Auswirkung ähnlich sind. Solche Ursachen wurden in der Literatur schon mehrfach erwähnt und teils physiologisch (Laichmarken, Erkrankung des Fisches), teils ökologisch (Nahrungsmangel) erklärt. So berichtet Hermann (11) bei Schleien von einer sommerlichen Störungszone, die offenbar mit der Laichzeit in Zusammenhang steht. Er konnte weiter finden, daß diese Störungen in den beiden ersten Lebensjahren ganz fehlen oder nur schwach angedeutet sind. Bei den untersuchten Karpfen wurden sowohl beim Flußkarpfen wie auch beim Teichkarpfen ebenfalls sommerliche Störungszonen gefunden, die jedoch besonders bei den Flußkarpfen der Altersklassen 1 und 2 hervortraten. Wie ich von Herrn Prof. Dr. Wunder erfahren konnte, werden mit dem Frühjahrshochsommer der Donau in den Monaten März bis April vorwiegend Brütlinge und K_1 in Überschwemmungsteiche gebracht und dort isoliert. Während des Hochsommers treten durch Verringerung der Wasserfläche und die dadurch indirekt bedingte Zunahme der Besatzdichte Ernährungsschwierigkeiten ein, die sich in der Anlage einer sommerlichen Störungszone auf der Schuppe kundtun. Verstärkt wird dieser Einfluß noch durch die Tatsache, daß der Fisch bei höherer Wassertemperatur einen größeren Nahrungsbedarf hat. Die Lebensbedingungen der Fische verschlechtern sich im Laufe des Sommers dadurch immer mehr, bis schließlich ein Teil der allmählich auf engstem Raum zusammengedrängten Tiere herausgefangen und dadurch der Bestand gelichtet wird. Den Zurückbleibenden sind damit bessere Wachstumsbedingungen gegeben, die sich auf der Schuppe durch eine zweite Sommerwachstumszone ausprägen. Beginn und Ende dieser Zonen (auch der Winterzone sind auf den Tabellen besonders beim Fluß K_2 deutlich durch Marken gekennzeichnet. Bei den Teichkarpfen wird diese Störung meist nur durch die Anlage einer Marke kenntlich gemacht, die aber in ähnlicher Weise ökologisch bedingt sein dürfte. Die Häufigkeit in der Anlage einer Marke möchte ich in Abhängigkeit von der Intensität der Ursache erklären.

Auf Tabelle 4 würden beim Fluß- K_2 Marke 1 und 2 Anfang und Ende der Winterzone kennzeichnen, Marke 3 und 4 Anfang und Ende der sommerlichen Störungszone. Auf Tabelle 6 liegen beim Fluß- K_3 die beiden Winterringe bei Marke 1 und 2, während Marke 3 (allerdings schwächer) die durch die Überschwemmungsteiche hervorgerufene Störungszone kennzeichnet. Beim Fluß- K_3 fehlt die Störungszone des ersten Sommers; beim Fluß- K_3 die des ersten und zweiten Sommers wohl deshalb, weil die Fische ja erst

mit der Überschwemmung im Fangjahr isoliert worden sind. Schwieriger erscheint die Deutung der Marken beim Teich-K₃. Nach der Regelmäßigkeit der Marken scheint der Winterring bei Marke 3 zu liegen. Marke 1 und 2 würden dann Anfang und Ende einer Störungszone im ersten Sommer kennzeichnen, und der Fisch wäre im ersten Sommer wesentlich besser gewachsen als im zweiten. Eine absolut sichere Auslegung der Marken beim Teich-K₃ dürfte jedoch erst nach Bearbeitung eines sehr umfangreichen gleichartigen Materials möglich sein.

Wir haben also einmal festgestellt, daß das Wachstum von Körper und Schuppe beim Karpfen nicht proportional erfolgt. Wir fanden ferner, daß die Anlage der Winterringe und -zonen nicht nur bei verschiedenen Individuen, sondern auch beim gleichen Fisch, ja sogar auf derselben Schuppe Schwankungen unterworfen ist. Es ist sehr wahrscheinlich, daß eben solche Verhältnisse auch bei anderen Fischarten vorliegen, von deren Existenz wir mangels Untersuchungen noch nicht unterrichtet sind. Daß auch beim Flußbarsch in dieser Hinsicht ähnliche Verhältnisse vorliegen (also auch bei der Ctenoidschuppe), wurde kurz gestreift. Die Voraussetzungen also für eine wirklich brauchbare Rückberechnung, einmal die Proportionalität des Wachstums von Körper und Schuppe, zum anderen eine gleichzeitige Anlage der Winterringe im Zusammenwirken mit einer gleichartigen Wachstumsgeschwindigkeit der Schuppen in einem bestimmten Zeitraum, sind für den Karpfen nicht gegeben. Durch Zusammenwirken dieser Faktoren können erhebliche Schwankungen in der Lage der Marken auf der Schuppe auftreten, so daß von einer auch nur annähernd exakten Rückberechnung keine Rede mehr sein kann. Die zahlenmäßige Erfassung der theoretisch möglichen Schwankungen würde den Rahmen dieser Untersuchungen weit überschreiten; denn sie bedingt die Aufzucht und fortlaufende Kontrolle eines größeren Fischmaterials in möglichst natürlichem Milieu.

Diese Befunde und Feststellungen sollen jedoch nicht in Widerspruch treten zu den Rückberechnungen vor allem größerer Fischbestände vieler Autoren. Es sollte vielmehr hier versucht werden, am Beispiel des Karpfens die Problematik einer Rückberechnung aufzuzeigen. Es soll dabei nicht vergessen werden zu erwähnen, daß schon die Umweltbedingungen und Wachstumsschwankungen von Teich- und Flußfischen, kurz von Fischen kleinerer Gewässer, viel schärfer ausgebildet werden und häufigerem Wechsel unterliegen als bei den Fischen größerer Seen, so daß schon dadurch ein großer Unterschied gegenüber letzteren vorliegt.

E. Entwicklung der Schuppe

1. Phylogenetische Entwicklung der Cycloidschuppe

Die Darstellung der Teile der Karpfenschuppe wie auch ihrer Form ist nicht vollständig, und scheint vor allem aus einem gegebenen Zusammenhang herausgenommen, wenn wir nicht wenigstens kurz die phylogenetische Entwicklung der Schuppe besprechen würden. Als Grundlage zu dieser Besprechung liegen die Arbeiten von Hase (10a) vor, der auch die Arbeiten von L. Agassiz (1), Baudelot (3), Hofer (12), Klaatsch (15a) und Tims (32) erwähnt. Ferner seien die Untersuchungen von Lagler (16) angeführt, der in einem etwas weiteren Rahmen die Entstehung der Cycloidschuppe herleitet.

Agassiz (1) macht 1840 als erster Angaben über den Werdegang der typischen Ctenoidschuppe. Mit ihm in Übereinstimmung behandelt auch Baudelot (3) 1873 den Bildungsmodus der Ctenoidschuppe und kommt ebenfalls zur Ansicht, daß sie eine direkte Weiterbildung der Cycloidschuppe sei. Auch die Untersuchungen von Hofer (12) und Klaatsch (15a) 1890 stimmen mit den Ansichten von Agassiz und Baudelot überein. Tims (32) allerdings vertrat 1906 die Meinung, daß aus der Placoidschuppe die Ctenoidschuppe hervorgehe, aus dieser die Cycloidschuppe und daraus dann die Clupeoidschuppe. Tims stützt seine Ansicht auf den Nachweis einer Homologie der Zähnen an der Placoidschuppe einerseits und den Ctenidien der Ctenoidschuppen

andererseits. Hase (10c) glaubte nun 1911/12 den Nachweis erbringen zu können, daß die normale Ctenoidschuppe eine direkte Weiterbildung der gewöhnlichen Cycloidschuppe darstelle, daß den Zähnnchen am Hinterrad der Ctenoidschuppe (Ctenidien) kein selbständiger Charakter zukomme, sie also nicht in eine Reihe mit den Zähnnchen der Placoidschuppe gebracht werden dürften, und er führt ferner die gesetzmäßige Entstehung der Schuppenplatte und der Ctenidien aus. Lagler (16) untersuchte 1947 die Schuppencharaktere von Fischen großer nordamerikanischer Seen. Er führt an Beispielen aus, daß die Schuppentypen und Charaktere eine divergente, parallele und eine convergente Entwicklung durchgemacht haben. Einige seiner Beispiele seien im folgenden erwähnt. Eine Divergenz (die gewöhnlichste Entwicklungsart) zeigt sich in allgemeinen Strukturunterschieden in der Form und im Oberflächencharakter der Schuppen bei den meisten Familien. Als Beispiel führt er an die Amiiden und Lepisosteiden, denen man die primitiven Eigenschaften der Ganoiden allgemein zuschreibt. Grundsätzliche Divergenz in der Art der Skleridien trifft man wiederholt. Diese Abweichung kann struktureller Art sein (Anguilliden) oder aber in der Musterung und dem Verlauf bestehen, wie das bei Amiiden, Clupeiden oder Umbriden vorkommt.

Die convergente Entwicklung wird erläutert am Auftreten von Cycloidschuppen beim „silverside“ (Atheriniden), einer ziemlich spezialisierten Gruppe von Stachelflossern. Lagler gibt jedoch zu, daß dieses Beispiel auch ein fehlgegriffener Fall von Parallelismus sein kann.

Unter anderem hebt Lagler als Beispiele für eine parallele Entwicklung folgende Tatsachen heraus. Das Auftreten der Ctenidien ist verbunden mit dem Verschwinden der hinteren Radien, welche viele Weichstrahler besitzen. Wie man durch die phylogenetische Stellung der Cyprinidonten annehmen kann, nehmen auch ihre Schuppen eine Zwischenstellung ein. Obgleich die hinteren Radien wie die Ctenidien fehlen, sehen die Schuppen im wesentlichen denen der Stachelflosser ähnlich. Es ist in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß Hubbs (zitiert nach Lagler) häufig einen Cyprinidonten gefunden hat, der typische Ctenoidschuppen (mit Ctenidien) besitzt. Lagler sieht hier mit großer Wahrscheinlichkeit eine parallele Entwicklung, oder aber es stellt dieser Cyprinidont ein Beispiel der für das spärliche Überbleibsel von Ctenidien in einer Gruppe, die fast ausnahmslos diese Strukturen verloren hat. Auch im Vergleich der Schuppen von *Crosomus*, *Pfille* und *Rhinichtys* (Cypriniden) einerseits und *Catostomus catostomus* (Catostomiden) andererseits findet Lagler in der Ausbildung außerordentlich ähnlicher Schuppen mit Radien in allen Feldern eine parallele Entwicklung, zumal die Catostomiden mit den Cypriniden in anderer Hinsicht in keinerlei Beziehung stehen. Auch Cockerell (5) hob die Ähnlichkeit der Schuppen von Karpfen und Goldfisch einerseits und denen nordamerikanischer Catostomiden andererseits hervor. Im wesentlichen findet Lagler bei Radientypen convergente Entwicklung, während der Nachweis der primitivsten Skleridientypen ihm widerspruchsvoll erscheint.

Wie Lagler nun in Übereinstimmung mit Hase, Klaatsch, Hofer weiter feststellt, ist die Cycloidschuppe — und von ihr gingen wir in dieser Betrachtung aus — die ursprünglichere. Er führt dazu folgendes aus: „In general the spiny-rayed (acanthopterygian) fishes in this fauna have diverged from the soft-rayed ones (malacopterygians) in the development of ctenii. The cycloid condition is obviously, then, the more primitive one, unless, perchance, the soft-rayed fishes merely comprise one of several free-swimming groups that have lost ctenii as one element in their streamlining (this alternative view is suggested and favored by Dr. Carl L. Hubbs). Support for the view that the cycloid scale is primitive is given in the ontogeny of ctenoid scales which originate as cycloid ones (as previously indicated), as well as by the more profound, commonly recognized gross structural differences of the fishes themselves.“

Im allgemeinen unterscheiden sich die Stachelflosser dieses Lebensraumes von den Weichflossern in der Entwicklung der Ctenoidschuppen. Der Cycloidtyp ist dann zweifellos der ursprünglichere, wenn nicht vielleicht die Weichstrahler nur eine von mehreren Wildformen enthalten, die ihre Ctenidien als einen Faktor ihrer langgestreckten Form verloren haben (dies ist die Meinung von Hubbs). Gestützt wird die Ansicht, daß die

Cycloidschuppe die primitivere ist, durch die Einzelentwicklung der Ctenoidschuppe, welche ihren Ursprung ja in der Cycloidschuppe findet (wie vorher besprochen), als auch durch die tieferen, allgemein anerkannten, großen Strukturunterschiede bei den Fischen selbst.

Auf diese engen Zusammenhänge zwischen Cycloid- und Ctenoidschuppen weist auch Hase (10c) besonders hin, indem er bei der Untersuchung ctenoid beschuppter Fische fast zu denselben Resultaten gelangt wie auch vorher bei der Untersuchung cycloid beschuppter Fische. Tatsächlich liegen auch in der Einzelentwicklung der Ctenoidschuppen — besonders in der Ausbildung der Form — große Übereinstimmungen mit dem Bild der jungen Cycloidschuppe vor, wie das im folgenden noch näher gezeigt werden soll.

2. Zur Ontogenie der Schuppe

Die Anlage und der Verlauf der Fibrillen in den einzelnen Platten einer Schuppe lassen eine kurze Besprechung der ontogenetischen Entwicklung der Schuppe wert erscheinen. Die Bearbeitung dieser Frage möchte ich aus dem Zusammenhange der Schuppeneinzelentwicklung nicht herausnehmen, sondern wenigstens kurz die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten behandeln, zumal meines Wissens eine diesbezügliche Literaturarbeit aus den letzten Jahren fehlt.

Die Ausbildung der Einzelschuppen, wie sie in den einzelnen Stadien vorliegt, wurde besonders von Leydig 1851 (18a), Baudelot 1873 (3), Hofer 1889 (12), Klaatsch 1890 (15a), Hase 1907 (Forelle) (10a), Grunelius 1913 (Karpfen) (9) untersucht und von Biedermann (4) recht umfassend dargestellt. Aus dessen Besprechung sind zum Teil auch diese Angaben entnommen. Berücksichtigt wurden ferner die später folgenden Arbeiten von Nardi (22), Sauter (28), Wunder und Schimke (34).

Grundlegend dürfte wohl für unsere Betrachtung die Definition der Schuppe nach Biedermann sein: „Die Teleostierschuppe ist in allen ihren Teilen als ein typisches geformtes Sekret aufzufassen, welches im Corium, das ja selbst ein solches darstellt (mit Ausschluß der darin vorhandenen Zellen), von Grund aus neu entsteht und von besonderen Zellen dermalen Ursprungs (Skleroblasten) aufgebaut wird.“

Die Bildung der Schuppe erfolgt, wie Hase, Sauter, Biedermann, Wunder und Schimke übereinstimmend mitteilen, im lockeren Bindegewebe der Cutis (Corium) unmittelbar unter der Epidermis. Die Bildungszellen bezeichnet Hase als Skleroblasten. Sie sammeln sich im Corium in Haufen an und nehmen sodann offenbar unter gleichzeitiger Differenzierung in eine „obere Schicht“ und eine „untere Schicht“ langgestreckte Form an. Die obere Schicht läßt die Hyalodentinschicht (Hofer (1889.90) entstehen, die untere entsprechend die Faserschicht (Hase 1907, Goetsch 1929) (8). Zwischen beiden wird die Schuppensubstanz abgelagert (Sauter). Schließlich ist vom Plasma der Zellen nichts mehr zu sehen und auch die Kerne werden stabförmig und verschwinden, während die Bildung der Schuppentasche einsetzt. An den Rändern der Schuppe bleibt Bildungsmaterial für das spätere Wachstum erhalten, wie Hase, Biedermann und Sauter feststellen, während Grunelius (9) und auch Nußbaum (24) der Ansicht waren, daß die Zellen bereits mit der Entwicklung verbraucht würden. Die Schrägstellung und das damit verbundene „Einbohren“ der Schuppe in Epidermis und Cutis erklärt Klaatsch mit einer Wucherung des außerhalb der Skleroblasten befindlichen Bindegewebes. Es wird dadurch die Schuppenanlage, die ursprünglich sehr nahe an der Epidermis lag, von dieser abgedrängt.

Auch die Bildung der Regenerationsschuppe erfolgt „im Grunde genommen ganz nach ontogenetischen Gesichtspunkten“, wie Sauter feststellt. Im lockeren Bindegewebe bleiben Regenerationszellen noch längere Zeit erhalten, während die Hauptmasse sich zu „Fibrocyten“ differenziert. Die Regenerationszellen sammeln sich bei Bedarf unter Epidermis an und bilden kleine Zellgruppen, die sich offenbar durch amitotische Teilung und Zuwanderung vergrößern (Sauter schließt die Möglichkeit einer Zuwanderung daraus, daß er in der Nähe dieser Zellgruppen Zellen fand, die durch ihre Richtung und

Anordnung den Eindruck des Herbeiströmens erweckten). Im übrigen erfolgt eine Differenzierung der Regenerationszellen in die obere Schicht und die vorher erwähnte untere Schicht.

Bezüglich des Verlaufs der Fibrillen in den einzelnen Schuppenplatten stellt H a s e fest, daß „Anordnung und Richtung des Verlaufs der Fibrillen der unteren „Schicht die gleiche ist wie in der umgebenden Cutis“. B i e d e r m a n n wendet sich gegen diese Ansicht, indem er feststellt, daß „ja die junge Schuppe als Sekretionsprodukt der Skleroblasten von diesen allseitig umschlossen und von ihrer Umgebung gewissermaßen isoliert wird. Der Ansicht H a s e s glaube ich auch aus einem anderen Grund nicht zustimmen zu können, weil ja in jeder Lamelle der Verlauf der Fibrillen sich ändern soll und deshalb eher an „Zug- und Druckkräfte“ zu denken wäre. V o n E b n e r (7) hat diesen Gedanken erstmalig aufgeworfen, indem er annimmt, daß die fibrilläre Struktur der einzelnen Lamellen erst sekundär in der zunächst strukturlosen Schicht unter dem Einfluß von Zug- und Druckkräften ausgeprägt wird. Dem steht die Möglichkeit gegenüber, daß — wie B i e d e r m a n n bemerkt — Fasern und Kitt gleichzeitig von den Skleroblasten gebildet werden. Was jedoch den Verlauf der untersten Fibrillen in seiner Gleichartigkeit mit der Cutis anlangt, so darf festgestellt werden, daß schon die nachgewiesene Richtungsänderung im Verlauf der Fibrillen in den einzelnen Platten anzeigt, daß eine Gleichartigkeit mit dem richtungsstabilen Cutisgewebe ausgeschlossen ist.

3. Die Formentwicklung der Karpfenschuppe

Die morphologische Entwicklung der Schuppenform bis zum eigentlichen Schuppentypus, wie er im folgenden Kapitel seine Darstellung findet, läßt sich auf verschiedene Weise untersuchen. Einmal kann man, der Methode H a s e s folgend, an fortlaufenden Untersuchungen jungen Materials die Formentwicklung herausarbeiten; zum andern zeigt der Verlauf und die Gestalt der Skleridien in jedem beliebigen Wachstumsstadium im wesentlichen die zu jener Zeit vorliegende Form. Auch die Entwicklung der Regenerationsschuppe am erwachsenen Fisch scheint gewisse Rückschlüsse auf die Entwicklung der Schuppenform zuzulassen.

Vergleicht man die Form der von H a s e 1912 dargestellten jungen Ctenoidschuppe mit demselben Stadium einer Cycloidschuppe, wie sie W u n d e r (35.b) in seiner Arbeit für den Goldfisch und die Karausche abbildet, so fällt auf, daß H a s e nicht zu Unrecht vom Fehlen „prinzipieller Unterschiede“ zwischen beiden Schuppenformen gesprochen hat. Es wird dadurch möglich, nicht nur die von H a s e für cycloid beschuppte Fische gefundenen Erkenntnisse, sondern auch die der ctenoid beschuppten mit auszuwerten. Darüber hinaus scheint der Vergleich junger, ursprünglicher Ctenoidschuppen in ihrer Dreieckform mit der typischen Dreieckform junger Regenerate Grund genug zur Annahme, daß die Ausbildung der Schuppenform des Regenerates mit derjenigen der ursprünglichen ersten Schuppe im wesentlichen übereinstimmt. Man kann ferner aus dieser Tatsache schließen, daß offenbar eine gewisse Formkonstanz (ein Dreieckstadium) für die junge Teleostierschuppe ganz allgemein vorliegt. Daß über die Formentwicklung hinaus auch in der frühen ontogenetischen Entwicklung der ursprünglichen Schuppe und des Regenerates Übereinstimmungen bestehen, wurde von S a u t e r bereits erwähnt. Die Ähnlichkeit von Ctenoid- und Cycloidschuppe in vieler Hinsicht hat H a s e herausgearbeitet.

Darüber hinaus gibt er eine umfassende Darstellung der Schuppenmorphogenie am Beispiel der Barschschuppe. Das wesentlichste, für die Cycloidschuppe wichtige sei kurz erwähnt. Die Schuppenbildung beginnt mit der Ablagerung von Schuppengrundsubstanz in einer plastischen Konsistenz kleiner, ovaler Plättchen seitens der Skleroblasten. Man könnte diese erste Ablagerung als die Bildung des Wachstumszentrums bezeichnen. Bei Regeneraten, also Schuppen, bei denen das Wachstumszentrum eine Vergrößerung erfahren hat, erfolgt nun auf oder mit dieser ersten Ablagerung die Anlagerung neuer und teils größerer Häufchen von Schuppengrundsubstanz. Es wird so das Primitivfeld

des Regenerates gebildet. Dieses Zwischenstadium betrifft jedoch lediglich das Wachstum des Regenerates. Gleich nach der Bildung des Wachstumszentrums oder des Primitivfeldes setzt die Bildung von Skleridien und Radien ein. Das Regenerat hat damit die anfänglich schnelle Wachstumsphase abgeschlossen und wächst nunmehr mit annähernd gleicher Wachstumsgeschwindigkeit wie die anderen Schuppen weiter. Das Wachstum der Schuppe erfolgt, wie wir früher schon erwähnt haben, indem die Skleroblasten rund um die Schuppe, besonders aber an ihrer Peripherie und an der Unterseite neue Grundsubstanz liefern, die sich histologisch und morphologisch differenziert (Hyalodentinschicht und Faserschicht).

Wir haben nun eingangs kurz das Dreieckstadium in seinem Vorkommen bei der frühen Entwicklung der Ctenoidschuppe wie auch bei der Frühentwicklung des Cycloidregenerates erwähnt. Nach den Untersuchungen H a s e s (10 c) „ist der ganze Habitus der Ctenoidschuppe genau dem junger und ausgebildeter Cycloidschuppen. Mit anderen Worten, es besteht kein morphologischer Unterschied zwischen jungen Cycloid- und Ctenoidschuppen“. Nach seinen Untersuchungen ist deshalb anzunehmen, daß dieses Stadium auch bei der Entwicklung der Cycloidschuppe auftritt, eine Feststellung, die bei meinen Untersuchungen allerdings nicht nachgeprüft werden konnte.

Für die Entstehung der Schuppenform, wie sie dann beim gleichen Fisch so vielgestaltig vorliegt, dürfen wir daher ganz allgemein eine Dreieckform als Zwischenform oder Entwicklungsform ansprechen, gleichgültig ob es sich um Cycloid-, Ctenoid- oder gar Ersatzschuppen handelt. Das Kennzeichen dieser Form ist das relativ breite Oral-feld und der mehr oder weniger spitz ausgebildete caudale Pol (siehe auch H a s e 10 c, S. 343, Fig. 3—7, und Wunder 35 b, S. 399, Abb. 1 b, 1 c, 2 b, 3 b, 3 c). Bei der Entwicklung junger Ctenoidschuppen bildet sich dieses Stadium schon relativ früh heraus. Dies geschieht bereits bei der Anlage des zweiten Wachstumsstreifens und verstärkt sich mehr und mehr bis zur Ausbildung der caudal gelegenen Dornen. Es ist anzunehmen, daß auch für Cycloidschuppen ähnliche Verhältnisse vorliegen.

Zum Unterschied von der Ctenoidschuppe werden bei der Cycloidschuppe die Wachstumsringe nicht exzentrisch angelegt (d. h. das Oral-feld scheint nicht gestaucht) und während der Entwicklung bleibt auch das Wachstumszentrum im allgemeinen annähernd zentral gelegen. Bei der Ctenoidschuppe erscheint ferner der caudale Pol durch die Anlage der Dornen viel spitziger, als es bei Cycloidschuppen der Fall ist. Diese liegen meist mehr in trapezförmiger Gestalt vor (an Regeneraten untersucht).

Das Dreieckstadium findet sich an Regeneraten innerhalb der schnellen Wachstumsphase noch bis über die Anlage der ersten Striae hinaus. Meist finden wir einen geraden Oralrand, und die „vorgezogenen Ecken“ zwischen Oral-feld und Lateralfeldern sind noch nicht ausgebildet. Für den Normaltypus der Karpfenschuppe, bei dem diese Verhältnisse wohl am besten zu studieren sind, erfolgt von diesem Stadium aus, besonders an den bezeichneten Ecken und an den Lateralfeldern, Anlagerung neuer Schuppensubstanz, die zur Ausbildung der vorgezogenen Ecken führt und die die Kontur des späteren Typus entstehen läßt. Doch es gibt schon in der Frühentwicklung einer Schuppe Faktoren, welche die typische, eben für die Normalschuppe besprochene Ausbildung stören können. Es sind dies die Faktoren, denen die Schuppe von ihrer Bildung an im gesamten Ablauf des Wachstums unterliegt. Es sind dies ferner die Faktoren, welche diese mannigfache Ausbildung der Schuppenform am Körper eines jeden Karpfens bewirken. Die Intensität dieser Faktoren prägt sich — wie der Vergleich verschiedener Entwicklungsformen einzelner Typen zeigt in einer frühzeitigen Formänderung der Schuppe aus. Die Schuppe entwickelt sich dann nicht mehr über die Dreieckform zum Normaltypus, sondern ihre Entwicklung verläuft schon frühzeitig (bei Regeneraten schon vor Beginn der langsamen Wachstumsphase) grob in die entsprechende Richtung. Die feinere Kontur erlangt das Regenerat erst dann, wenn die Schuppe annähernd die Größe der Umgebungsschuppen erreicht hat.

Die Intensität der formverändernden Faktoren ist am größten, wenn die Schuppe infolge eines mechanischen Widerstandes im Wachstum nach einer oder mehreren Dimensionen gehemmt wird. Dieser Fall liegt vor am Grund aller Flossen sowie am

Schultergürtel. Weniger stark prägen sich andere Faktoren auf die Formbildung der einzelnen Typen aus. Es ist deshalb auch oft das Dreieckstadium in der Entwicklung noch dazwischen geschaltet. Hier sind zu nennen Faktoren wie Körperwölbung, Beweglichkeit in der entsprechenden Körperregion sowie der Raum, welcher der Schuppe zu ihrer Entwicklung zur Verfügung steht. Wie die ersten Faktoren prägen auch sie die Schuppe in eine bestimmte endgültige Form, doch erfolgt die Differenzierung zum einen oder zum anderen Typus erst später als bei den wirklich wachstumshemmenden Faktoren der ersten Art. Wenn also H a s e (10 c) feststellt, daß sich das „morphologische Bild der Schuppe im Detail fortgesetzt ändert, aber die einmal eingeschlagenen Bahnen im großen und ganzen beibehalten werden“, d. h., daß eine Ctenoidschuppe ihren Charakter im Alter immer schärfer ausprägt, so kann das durch die vorliegenden Untersuchungen nur bestätigt werden. Im einzelnen jedoch müssen wir die Entwicklung der Form als eine gesetzmäßige betrachten, die von verschiedenen Faktoren je nach ihrer Intensität früher oder später gesteuert wird und welche die Schuppe mit zunehmendem Alter immer mehr zu einem Typus charakterisiert.

Mit der Entwicklung des Formcharakters einer Schuppe steht in engem Zusammenhang auch die jeweilige Struktur, der Verlauf der Wachstumsringe sowie deren Abstände voneinander. Da die Schuppe bei offensichtlich vorhandenen Wachstumshemmungen mit einer Abstandsverkleinerung der Striae reagiert, dürfen wir mit demselben Recht auch annehmen, daß beim Fehlen jeglicher nennenswerter Hemmung sich die Schuppe anlagemäßig entwickelt. Es liegen jedoch Schuppen vor, deren Wachstum nur in einer oder zwei Dimensionen möglich ist, und es ist vielfach in diese Richtung im Vergleich zur normalen, gleichmäßig gewachsenen Schuppe wesentlich verstärkt. Der größere Abstand des Schuppenrandes vom Wachstumszentrum läßt auf eine erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit schließen. Noch rascher und intensiver dürfte das Wachstum einer Ersatzschuppe während der schnellen Wachstumsphase erfolgen. Zwischen der Wachstumsgeschwindigkeit und der Anlage der Wachstumsringe lassen sich folgende Beziehungen finden: Verläuft das Schuppenwachstum sehr schnell, so findet eine Anlage von Schuppen-substanz in Klümpchen statt. Die „wabenartige“ Struktur, die W u n d e r (35 c) beim Goldfischregenerat finden konnte, scheint so entstanden zu sein. Die körnelige Struktur, die man im Schuppeninnern des Karpfenregenerates findet, scheint ein Ausdruck eines etwas langsameren Wachstums zu sein. Die am Rande der wabenartigen Struktur als Übergang zum normalen Wachstumsring auftretenden Wirbel sind dann wohl auch als Übergang von der schnellen zur langsamen Wachstumsphase aufzufassen. Bei noch relativ großer Wachstumsgeschwindigkeit sind die Abstände der Striae voneinander sehr vergrößert und die Striae selbst sind nicht als Ring, sondern als unzusammenhängende Wülste ausgebildet. Bei normaler Wachstumsgeschwindigkeit werden regelrechte Ringe angelegt, die normalen Abstand voneinander besitzen. Bei einer Hemmung werden zunächst einmal die Abstände zwischen den Skleridien verkleinert. Bei starker Hemmung unterbleibt schließlich die Anlage der Wachstumsringe ganz und der Schuppenrand erscheint wie „abgeschnitten“.

F. Die Schuppenform

Bei der Entwicklung der Schuppenform haben wir festgestellt, daß zwar ihre Entstehung innerhalb gewisser Bahnen verläuft, daß aber andererseits bestimmte Faktoren das morphologische Bild der Schuppe ändern können. Auf diese Weise entstehen beim normal gebauten und abgewachsenen Fisch Schuppenformen, die in ihrem morphologischen Bild mit der meist als typisch dargestellten Karpfenschuppe fast nichts mehr gemein haben. Bevor wir uns mit Mißbildungen beschäftigen, scheint es daher dringlich, erst einmal die normale Gestalt der Schuppen kennen zu lernen. Soweit aus der recht zahlreichen Schuppenliteratur zu entnehmen ist, sind solche Fragen noch kaum bearbeitet worden. Die meisten schuppen-morphologischen Arbeiten sind in dem Bestreben entstanden, die Form der Schuppe als systematisches Merkmal herauszustellen; andere

wiederum hatten den Zweck, die morphologisch-anatomische Entwicklung der Einzelschuppe zu klären. Als Besonderheiten wurden zwar im Rahmen solcher Untersuchungen oftmals Regenerate und abnorme Schuppenformen behandelt, die Formverschiedenheit der Schuppen jedoch, wie sie beim Karpfen vorliegt, wurde noch nicht bearbeitet.

Zu diesem Zweck wurden die Schuppen der linken Körperhälfte von Schuppenkarpfen (Altersklassen 1—3 aus Fluß und Teich) in den bereits beschriebenen Längsreihen entnommen und nach deren Reinigung im frischem Zustand reihenfolgerichtig untersucht. Die Schuppen wurden mit einem speziell angefertigten Vergrößerungsapparat auf das Verhältnis 1 : 3 vergrößert; kleinere Schuppen wurden im umgekehrten Mikroskop im Maßstab 1 : 5 projiziert und auf nummerierte Karten aufgezeichnet. Probe-weise wurden häufig Schuppen der rechten Körperhälfte mit den entsprechenden der linken verglichen, und so gelang es, einen recht genauen Überblick über die Art und Verteilung der einzelnen Schuppenformen zu bekommen.

Es wurde schon erwähnt, daß bestimmte, noch später im einzelnen zu besprechende Faktoren die Form der Schuppe prägen. Da diesen ganz allgemein fast jede Schuppe des normalen Karpfens in wechselndem Maße unterliegt, besteht kein Zweifel, daß wir den Ausdruck „normal“ hier viel enger fassen müssen. Wollte man das nicht tun, so wären alle Schuppen eines normalen Fisches, mit Ausnahme der durch äußere Einwirkung veränderten, normal. Ihrer Entwicklung nach sind sie auch für die betreffende Körperstelle als normal zu bezeichnen (da bei jedem Fischtypus gleichartig entwickelt). Geht man jedoch vom Normaltyp der Karpfenschuppe aus, wie er im folgenden dargestellt wird, dann ist die große Zahl der Körperschuppen infolge von Wachstumshemmungen formverändert ausgebildet und sie sind als solche mit der Normalform nicht mehr gleichartig. Wir haben demnach beim normal entwickelten Karpfen:

1. Schuppen, die ohne nennenswert formverändernde, vom Fisch ausgehende Faktoren gewachsen sind (Normaltyp);
2. Schuppen, die mit formverändernden, vom Fisch ausgehenden Faktoren gewachsen sind (alle anderen Typen);
3. Schuppen, die durch äußere Faktoren in Struktur und Form verändert sind (Regenerate, Mißbildungen).

Die Benennung der einzelnen, herausgearbeiteten Schuppentypen erfolgte teilweise nach ihrer geometrischen Form (Hexagonaltyp, Rhomboidtyp, Trapezoidtyp, Ellipsentyp), zum Teil aber auch nach ihrem Vorkommen, ihrem Standort (Schultergürteltyp, Mitteltyp, Wölbungstyp) oder ihrer Funktion (Füllschuppentyp). Es bestehen natürlich enge Zusammenhänge zwischen den einzelnen Typen hinsichtlich ihrer Entstehungsursache, und man hätte auf dies Weise die Benennung wesentlich vereinfachen können. So ist z. B., wie auch noch später besprochen wird, die Entstehungsursache der Schuppen des Schultergürteltypus wie der des Ellipsentypus eine Wachstumshemmung. Lediglich sind die Auswirkungen beim Schultergürteltypus in erster Linie am Oralfeld, beim Ellipsentypus dagegen am Dorsalfeld. Von derartigen Zusammenhängen soll im einzelnen bei der Besprechung der Typen die Rede sein.

I. Ursprüngliche Schuppen

1. Normaltyp

Wie der Name schon ausdrückt, verkörpert die hier zu beschreibende Schuppe eine normale Karpfenschuppe. Sie ist in dieser Form schon mehrmals als Typus der Karpfenschuppe dargestellt worden, ohne daß von anderen, beim gleichen Fisch auftretenden Formen vergleichsweise die Rede war. Man möchte daher annehmen, daß die ausgeglichene, gleichmäßige Gestalt, der gleichartige Verlauf der Wachstumslinien, kurz der Gesamteindruck schon eine Normalität ausdrückt. Die Form der Schuppe läßt sich wie folgt umreißen: Der Oralrand zeigt im typischen Fall drei Auswölbungen. Davon liegen zwei am Übergang zu den beiden Lateralfeldern und sind als Ecken ausgebildet. Die Vorwölbung in der Mitte des Oralrandes bildet den oralen Pol der Schuppe und ist

relativ breit. Diese Vorwölbungen bzw. die dazwischen liegenden Einbuchtungen könnten zur besseren Verankerung der Schuppe im Sinne einer Randvergrößerung betrachtet werden. Ferner deutet die vermehrte Anlage von Radien in den Einbuchtungen darauf hin, daß die Wachstumsmöglichkeiten in der Gesamtschuppenbreite offenbar nicht immer vorhanden ist. So schiebt sich die Schuppe nur an den bezeichneten Stellen (an den Vorwölbungen) ins Bindegewebe vor, und die Buchten bleiben leicht gehemmt. Eine derartige Ausbildung findet sich jedoch nicht immer. In manchen Fällen ist auch der Oralrand gerade ausgebildet, oder aber er ist andeutungsweise durch leichte Vorwölbung zum Oralpol gekrümmt. Die Lateralränder sind entweder fast gerade oder leicht nach außen gewölbt. Bei Schuppen unterhalb der Seitenlinie ist im allgemeinen der dorsale Lateralrand gerade ausgebildet und wirkt wie abgewetzt. Der ventrale Rand folgt der normalen Schuppenkontur und ist leicht nach außen vorgewölbt. Bei Schuppen oberhalb der Seitenlinie liegt der ventrale Rand in gerader Ausbildung vor. Ganz generell dürfen wir demnach feststellen, daß bei den Schuppen der ersten und zweiten Reihe ober- wie unterhalb der Seitenlinie der der Seitenlinie zugekehrte Lateralrand wie abgeschnitten wirkt. Eine exakt bewiesene Erklärung dafür zu geben scheint schwierig. Das Nächstliegende wäre jedoch, daß der Seitenlinie und damit ihren Schuppen von vornherein am Körper eine feste Lage zukommt. Nach den Untersuchungen (Hases [10c]) beim Flußbarsch und den Salmoniden sind auch die Schuppen in der Nähe der Seitenlinie wie die der Rücken- und Bauchlinie anderen Körperschuppen hinsichtlich ihres Anlagezeitpunktes bevorzugt. Es erscheint so, als ob zunächst einmal ein fester „Rahmen“ entstehe und erst sekundär dieser Rahmen ausgefüllt werde. Davon ausgehend wäre es durchaus möglich, daß diese Ausbildung der Lateralränder eine leichte Wachstumshemmung durch Reibung gegenüber „bevorrechteten“ oder stärkeren Schuppen darstellt. Die Abwetzung an den Lateralrändern ist bei Flußkarpfen stärker ausgeprägt als bei Teichkarpfen. Das ist insofern leicht verständlich, als der Schuppe des Flußkarpfens ganz allgemein relativ wenig Raum für ihre Breitenentwicklung zur Verfügung steht, sie also häufig sogar von beiden Seiten sichtbar eingengt wird. So zeigt diese Feststellung eindeutig, daß tatsächlich Hemmungserscheinungen von Schuppe zu Schuppe auftreten. Das Caudalfeld zeigt im allgemeinen eine leichte Rundung, deren mittlere Auswölbung den caudalen Pol darstellt. Wechselnd ist hier eigentlich nur die Ausbildung der beiden Übergangsecken von den Lateralfeldern zum Caudalfeld. Bei den Flußkarpfen sind diese beiden Ecken im allgemeinen gut ausgebildet, da der Übergang vom geraden Lateralfeld zum Caudalfeld sehr scharf und schnell erfolgt und dadurch die Ecken betont.

Bei der inneren Struktur des Normaltypus ist die Regelmäßigkeit besonders auffällig. Der Verlauf der Striae folgt dem Umriß der endgültigen Schuppe fast genau. Primäre wie sekundäre Radien finden sich im Oralfeld in wechselnder Länge und Stärke. Fast immer zeigen sich hier zwei besonders ausgeprägte Radien primärer oder sekundärer Natur, die nach den beiden Buchten am Oralfeld verlaufen. Dem gegenüber sind im Caudalfeld Radien gelegen, die gleichfalls primärer wie sekundärer Art sein können, doch in ihrer Stärke relativ gleichartig ausgebildet sind (vgl. Abb. 12).

Wenn wir nun die Verteilungsbilder dieses Typs bei Fluß- und Teichkarpfen vergleichend untersuchen, so stellen wir fest, daß die Zahl normaler Schuppen beim Teichkarpfen größer ist als beim Flußkarpfen. Dies erklärt sich einmal dadurch, daß infolge der relativ großen Körperhöhe des Teichfisches auch die Schuppe zur Breitenentwicklung viel Raum zur Verfügung hat. Sie hat dadurch mehr Möglichkeiten, sich in normalen Bahnen weiterzuentwickeln als die Flußkarpfenschuppe, die von fast allen Seiten in eine Form geprägt wird. Man kann weiter entnehmen, daß der Normaltypus nur auf weitgehend wölbungsfreien Körperstellen vorkommt. Vergleichen wir die Körperquerschnitte von Teich- und Flußkarpfen miteinander, so finden wir beim Flußkarpfen einen flächenmäßig stärkeren Wölbungsanteil und infolge der Flachrückigkeit eine relative Abnahme wölbungsfreier Körperstellen. Es ist zu folgern, daß sich die Verminderung wölbungsarmer Flächen auch auf die Zahl normal gestalteter Schuppen auswirkt (siehe Abb. 13 u. 14).

Abweichungen von der Normalform der Karpfenschuppe sind entweder pathogenen Ursprungs, also Störungen infolge von Verletzungen, oder aber Übergänge zu anderen Schuppentypen. Die Besprechung der Übergangsfolgen ist im Anhang bei der Zusammenstellung der Schuppenformen innerhalb der einzelnen Reihen gegeben (siehe auch Tabellen 9 und 10). Die Veränderung des Formcharakters der Schuppen jedoch ist in dem Abschnitt Übergangsformen bearbeitet.

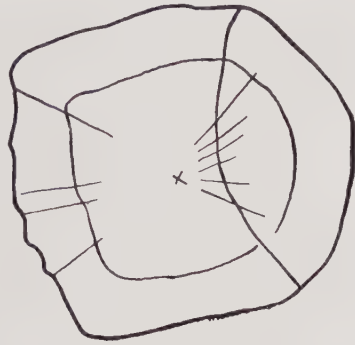


Abbildung 12

Normaltyp der Schuppe eines Flußkarpfens aus der zweiten Reihe unterhalb der Seitenlinie. Schuppenlänge = 1,73 cm

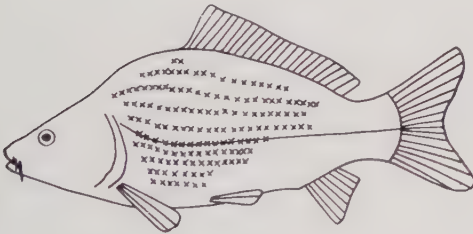


Abbildung 13

Verteilungsschema des Normaltyps beim Teichkarpfen

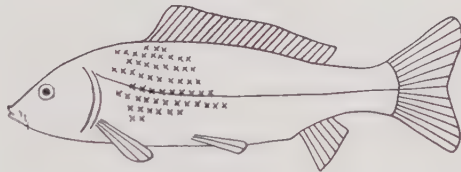


Abbildung 14

Verteilungsschema des Normaltyps beim Flußkarpfen.

2. Hexagonaltyp

Der Benennung dieser Schuppen lag ihre geometrische Form zugrunde. Es schien dies der einfachste Weg, diesen Typus bei seiner verschiedenen Verbreitung bei Fluß- und Teichkarpfen zu charakterisieren. Genau genommen sind die Hexagonalschuppen Übergangsformen und wären auch als solche besprochen worden, spräche nicht die Häufigkeit ihres Vorkommens besonders beim Flußkarpfen und auch ihre relativ feste Form für die Behandlung als eigener Typus. Wir haben hier eine hexagonale Schuppen-gestalt, bei der eine starke Vorwölbung des oralen wie auch des caudalen Poles eingetreten ist. Demgegenüber sind die oral-dorsale wie die oral-ventrale Ecke zurück-gesetzt. Infolge der auf die Lateralränder wirkenden leichten Hemmung sind dieselben

besonders beim Flußkarpfen gerade ausgebildet. Die caudal gelegene Lateralecken erscheinen verstärkt, so daß die hexagonale Form sehr deutlich zum Ausdruck kommt. Für die Charakterisierung gegenüber der im folgenden dargestellten Rhomboidschuppe ist wichtig, daß die Vorstülpung und das Spitzerwerden der beiden Pole auch wirklich in der Mitte der Schuppe erfolgt. (Vgl. auch Abb. 15.)

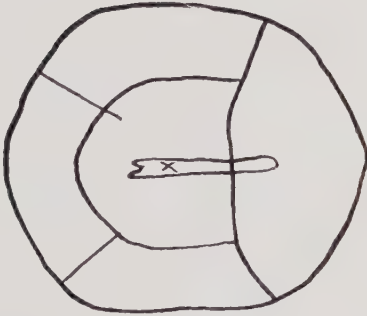


Abbildung 15

Hexagonaltyp der Schuppe eines Teichkarpfens aus der Seitenlinie.
Schuppenlänge = 1,73 cm



Bauchlinie

Abbildung 16

Lage und Ausbildung der hexagonal-förmigen Mittelschuppen an der Bauchlinie.

Während beim Flußkarpfen ganz allgemein die Schuppenlänge wesentlich größer ist als die Schuppenbreite, ist das Verhältnis beim Teichkarpfen meist annähernd gleich. Die Lateralränder sind bei der Höhrückigkeit des Teichkarpfens meistens leicht nach außen gewölbt, wobei sowohl die von der Seitenlinie wie auch die von der Rückenlinie und Bauchlinie ausgehende leichte Hemmung in gleicher Weise wie bei der schon besprochenen normalen Schuppe gilt. Danach können wir hier bezüglich der Hemmungen folgendes feststellen: In den ersten beiden Reihen ober- wie unterhalb der Seitenlinie finden wir die Hemmung an den der Seitenlinie zugekehrten Lateralrändern. In der dritten Reihe jeweils ober- und unterhalb der Seitenlinie sind schon einige Schuppen vorhanden, die die erwähnte Hemmung in der dorsalen Richtung (oberhalb der Seitenlinie) und in der ventralen Richtung (unterhalb der Seitenlinie) aufweisen. Diese Hemmung verstärkt sich sodann gegen Rücken- und Bauchlinie zu immer deutlicher und findet schließlich — was besonders an der Rückenlinie sichtbar wird — in den Ellipsenschuppen ihren Abschluß.

Neben der Hexagonalschuppe, wie sie besonders an der Körperseite gefunden wird, tritt diese Form in allerdings längerer und nicht so breiter Gestalt auch als Mittelschuppe auf der Bauchlinie auf. Zwischen einer Schuppenanordnung, die auf den Körperseiten Schuppen erkennen läßt mit zur Bauchseite bogenartig ausgebildetem Lateralrand, findet sich dann jeweils eine solche Mittelschuppe, die mit ihrem oralen und caudalen Pol in diese Lücken hineinragt. In ihrer Ausbildung stellt diese Art von Hexagonalschuppen eine Form dar, die offenbar durch ihre Mittellage bestimmt wird (siehe auch Abb. 16).

Anatomisch gesehen ist die Hexagonalschuppe eine Form, deren Hauptwachstumsrichtung in der oral-caudalen Ebene liegt. Dies zeigen der vorgestülpte orale wie auch der vorgestülpte caudale Pol. Dennoch vollzieht sich das Wachstum vom Zentrum aus

in die Breiten- und Längendimension durchaus gleichmäßig, so daß auch hier das Wachstumszentrum in der Schuppenmitte liegt. Die Radien sind sowohl im Oral- wie im Caudalfeld in großer Zahl ausgebildet. Dazu finden sich einige wenige auch in den Lateralfeldern. Ihr Auftreten bestätigt die Annahme, daß eine dorso-ventrale Einengung zur Ausbildung dieses Typs beiträgt.

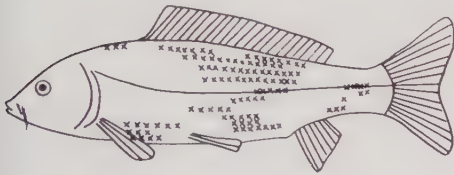


Abbildung 17
Verteilungsschema des Hexagonaltyps
beim Flußkarpfen.

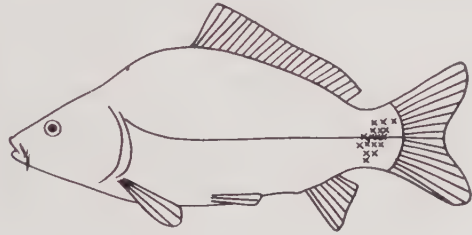


Abbildung 18
Verteilungsschema des Hexagonaltyps
beim Teichkarpfen.

Die Verbreitung der Hexagonalschuppen am Körper ist bei Teich- und Flußkarpfen verschieden. Wie die Schemata 17 und 18 zeigen, finden wir bei Flußkarpfen eine große Zahl von Hexagonalschuppen keilförmig von der Rückenflosse in Richtung Bauchflosse verteilt. Sowohl den Teichkarpfen wie den Flußkarpfen ist ein Vorkommen gemeinsam, nämlich an der Seite des Schwanzstiels. Die Verbreitung an bestimmten Körperregionen sollte einen Rückschluß auf die Entstehung eines Typs zulassen, besonders dann, wenn man die Einflüsse in dieser Körperregion kennt. Wir finden diese Schuppen an solchen Stellen, die eine gewisse Körperwölbung aufweisen. Mehr aber scheint dieser Typus ein Übergang zu sein, dessen Auftreten und Gestaltung eng mit dem im folgenden dargestellten Typ der Rhomboidschuppe zusammenhängt. Immer entfällt beim Teichkarpfen der Übergang zwischen Normaltypus und Rhomboidtypus in Form der Hexagonalschuppe. Der Übergang vollzieht sich hier relativ schnell, da infolge der großen Körperhöhe die Schuppen sich normal entwickeln können. Zwar finden sich auch hier leichte Andeutungen, indem die Ausbildung des Oralpoles leicht spitziger gestaltet ist, dem Aussehen nach sind aber diese Schuppen dennoch eher Normalschuppen. Es ist also offenbar zur Ausbildung des Hexagonaltyps zusätzlich eine Einengung in dorsal-ventraler Richtung notwendig. Diese Einengung scheint beim Flußkarpfen durch dessen langgestreckte Gestalt im Verlauf der gesamten Körperlänge gegeben, während beim Teichkarpfen dieser Zustand erst in Höhe des Schwanzstieles eintritt. Hier bilden dann die Hexagonalschuppen den Übergang zur abschließenden Füllschuppe.

Demnach hätten wir also den Hexagonaltypus der Karpfenschuppe als Schuppenform anzusehen, die als Übergang von einer in die andere Schuppenform am Körper auftritt. Eine vorhandene Körperwölbung wirkt einmal primär, indem sie zur Ausbildung der Hexagonalschuppen direkt nötig ist (sonst fänden sich diese Schuppen auch am Übergang vom Schultergürteltyp zum Normaltyp). Mehr scheint sich eine Körperwölbung auf den Standort der Rhomboidschuppen auszuwirken, die dann ihrerseits sekundär die Hexagonalschuppen an ihren Platz verweisen. Dabei ist offenbar zu deren Ausbildung das Vorhandensein einer dorsal-ventral wirkenden Einengung notwendig.

3. Rhomboidtyp

Wie die Hexagonalschuppen so sind auch die Rhomboidschuppen nach ihrer geometrischen Form benannt. Ihre Schuppenform läßt sich recht gut auf den Begriff des Rhomboids zurückführen. Am Körper der Fluß- wie auch der Teichkarpfen liegt die Rhomboidform jedoch in zwei Untertypen vor, deren Ausbildung zunächst besprochen werden soll.

Der häufigere Untertyp zeigt eine starke Entwicklung und Vorwölbung der oral-dorsalen Ecke (Abb. 19). Der Caudalpol wandert, wie die Übergangsformen erkennen lassen, sekundär von der Mitte des Caudalfeldes in die Gegenrichtung und erfährt am ventralen Caudalfeldrand seine Ausbildung. Der andere Untertyp zeichnet sich demgegenüber durch ein Vorwachsen der oral-ventralen Ecke aus, und dafür liegt dann hier beim voll entwickelten Typus der caudale Pol am dorsalen Caudalfeldrand. Die Formen lassen erkennen, daß die Hauptwachstumsrichtung jeweils in einer Schuppen diagonalen liegt. Der Unterschied zwischen den Schuppen des Teichkarpfens und denen des Flußkarpfens liegt auch hier in der relativ breiten Schuppenausbildung bei Teichfisch (Abb. 20). Es herrschen also auch hier ähnliche Verhältnisse, wie sie beim Normaltyp und beim Hexagonaltyp bereits besprochen wurden. Mit der breiteren Schuppenform beim Teichkarpfen geht demnach auch eine stärkere Auswölbung der Lateralfelder einher im Gegensatz zu den Schuppen des Flußkarpfens, bei denen diese nur leicht, wenn überhaupt vorhanden ist. Das Wachstumszentrum liegt auch bei diesem Schuppentypus im allgemeinen in der Schuppenmitte. Die Wachstumslinien folgen gewöhnlich dem endgültigen Schuppenrand, Radien können wie bei den Hexagonalschuppen in allen Schuppenfeldern vorkommen, wobei die im Oral- und im Caudalfeld gelegenen gegenüber denen der Lateralfelder an Zahl überwiegen.

Die Verbreitung dieser Schuppen am Körper ist bei Fluß- und Teichkarpfen auf dieselben Körperstellen beschränkt. Schon allein diese Tatsache unterscheidet sie von den Hexagonalschuppen und beweist, daß die verschiedene Körperform von Teich- und Flußkarpfen auf die Ausbildung dieses Typs keinen Einfluß ausübt. Von der Brustflosse aus finden sich Rhomboidschuppen auf der Körperseite unterhalb der Seitenlinie, erreichen in Höhe der Afterflosse oder kurz davor die Seitenlinie, um sodann auch oberhalb derselben im Schwanzstiel vorzukommen (siehe auch Schemata 21 und 22). Wenn wir nunmehr die Einflüsse bestimmen, welchen die Schuppen in diesen Körperabschnitten unterliegen, dann finden wir mehrere Faktoren, welche die Ausbildung dieser Form bestätigen könnten. Schwierig erscheint nur, den Anteil der verschiedenen Faktoren festzulegen, da an den bezeichneten Stellen mehrere Einflüsse gleichzeitig wirken und nicht im Vergleich mit anderen Körperstellen ausgeschaltet werden können.

Es wurde bereits im letzten Abschnitt darauf hingewiesen, daß bei der Entstehung dieser Schuppen offenbar die Körperwölbung eine gewisse Rolle spielt. Die Tatsache, daß die Schuppen an der Seite des Bauches entlang gefunden werden — also an Stellen stärkerer Körperwölbung —, spricht durchaus für diese Annahme. Dagegen fehlen diese Schuppen bei der sicherlich ähnlich verlaufenden Wölbung an der Seite des Rückens. Nur wenige finden sich vor der Rückenflosse und machen somit die Auswirkung einer Wölbung wahrscheinlich. Was nun die Seite des Bauches von der des Rückens unterscheidet, ist vor allem ein relativ starker Formwechsel, sagen wir besser Spannungswechsel der Körperhaut. Wir können ferner finden, daß ebenfalls Spannungswechsel auch bei Bewegung des hinteren Körperabschnittes und hier besonders am Schwanzstiel auftreten. Es ist anzunehmen, daß die Schuppen auf diese, teils richtungsverschieden wirkenden Hautspannungen zum Zwecke eines festeren Sitzes tiefer im Bindegewebe verankert sind.

Wie nun Hase (10a) feststellt, ist die Schuppenanordnung vom Verlauf der Myocommata abhängig. Demnach kommt also auf jedes Segment in jeder Längsreihe eine Schuppe zu liegen. Wenn also eine Schuppe so weit in das Bindegewebe vorstößt, daß sie mit ihrem Oralrand den vorderen Rand des entsprechenden Myocommas erreicht, dann müßte sich der Verlauf des Segmentes an der Gestalt des Oralrandes widerspiegeln. Tatsächlich finden wir im allgemeinen auch eine Übereinstimmung in der Gestalt des Oralrandes beider Untertypen mit dem sichtbaren Verlauf der Myocommata unter ihrer Fundstelle. Somit dürfen wir generell das Vorkommen und der Verbreitung beider Untertypen von dem Verlauf der Myocommata abhängig machen. In wenigen Fällen konnte allerdings gefunden werden, daß die Form des Oralrandes dem Verlauf der Myocommata entgegenläuft. Zweifelloso handelt es sich hier um Ausnahmen, die sich durch einen nur leicht in Gegenrichtung ausgeprägten Oralrand kennzeichnen. Wir

dürfen hier annehmen, daß zur Ausbildung solcher Schuppen außerdem noch Faktoren mitwirken, die entweder im Rahmen meiner Untersuchungen nicht festzustellen oder aber überhaupt unbekannt sind.

Wenn wir noch einmal kurz zusammenfassen, dann sind zur Ausbildung des Rhomboidtyps der Karpfenschuppe in wechselndem Maße mehrere Faktoren von Ein-

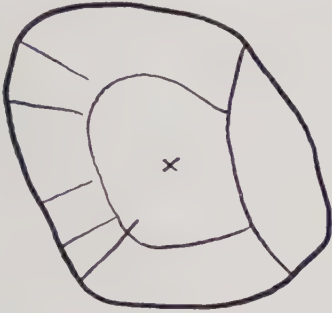


Abbildung 19

Rhomboidtyp der Schuppe eines Teichkarpfens aus der 2. Reihe unterhalb der Seitenlinie. Starke Vorwölbung der oral-dorsalen Ecke. Schuppenlänge = 1,13 cm.

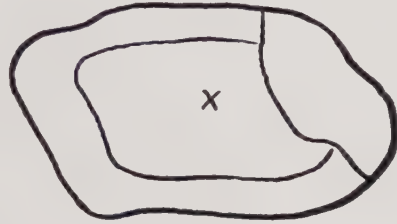


Abbildung 20

Rhomboidtyp in schmälerer Ausbildung vom Flußkarpfen aus der Brustregion. Schuppenlänge = 1,13 cm.

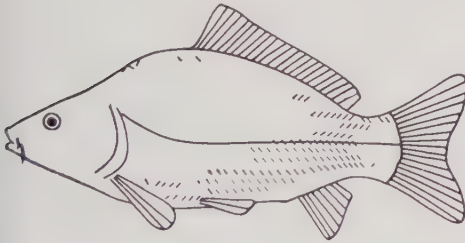


Abbildung 21

Verteilungsschema des Rhomboidtyps bei Teichkarpfen. Die Richtung der Striche gibt jeweils die Hauptwachstumsrichtung der Rhomboidform an.

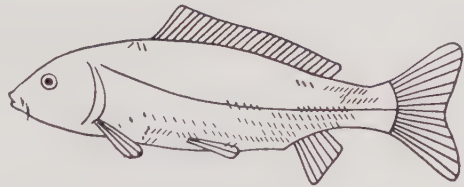


Abbildung 22

Verteilungsschema des Rhomboidtyps bei Flußkarpfen. Die Richtung der Striche zeigt auch hier die jeweilige Ausbildungsform an.

fluß. Die Schuppen finden sich nur an Stellen leichter bis stärkerer Wölbung; besonders aber an solchen Wölbungsstellen, für die der Einfluß stärkerer, sich auswirkender Hautspannungen (Bewegung oder Formveränderung des Körpers) nachweisbar ist. Bei der Ausbildung des einen oder des anderen Untertyps scheint der Verlauf der Myocommata eine Rolle zu spielen.

4. Trapezoidtyp

Bei der Untersuchung besonders der Kopfregion, der Brust- und Bauchregion, also der Körperunterseite des Schuppenkarpfens, findet man zwischen Schuppen anderer Typen auch Formen, deren Gestalt der eines Trapezoids ähnlich ist. Das besonders auffallende, diesen Typ Kennzeichnende ist der Verlauf der Lateralränder. Als Verbindungslinie zwischen dem jeweils breiten Feld und einem schmalen gegenüberliegenden entsteht so der Eindruck einer Trapezoidform.

Auch bei diesem Typus liegen zwei Untertypen vor. Die erste Form findet sich meistens in der Kopfregion und wird gekennzeichnet durch ein relativ schmales Oral-feld und ein breites Caudalfeld. Die andere Form tritt im allgemeinen auf von der Mitte der Brustregion an bis zum Ende der Bauchregion. Bei beiden Untertypen sind fast immer die Lateralränder gerade ausgebildet, während der Oralrand leicht abgerundet,

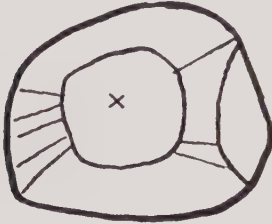


Abbildung 23

Trapezoidtyp des Untertyps 1 mit verbreiternder Tendenz aus der Kopfregion eines Teichkarpfens. Schmales Oral-feld — breites Caudalfeld. Schuppenlänge 0,8 cm.



Abbildung 24

Trapezoidtyp des Untertyps 2 mit verengender Tendenz aus der Brustregion eines Flußkarpfens. Schuppenlänge 1,07 cm.

gerade oder leicht zugespitzt vorliegen kann. In ähnlicher Weise ist auch der Caudalrand gestaltet, ganz gleich ob die Schuppe dem einen oder dem anderen Untertyp angehört. Nach den hier gegebenen Abbildungen 23 und 24 und der Größe des sichtbaren Schuppenteils dürfen wir annehmen, daß die Schuppen sehr tief im Bindegewebe verankert liegen. Der leicht abgeschrägte Oralrand der Schuppe (Abb. 23) darf mit als Beweis für das bei der Rhomboidschuppe Gesagte angesehen werden. Auch hier ist offenbar eine leichte Abschrägung des Oralrandes durch eine Entwicklungshemmung von seiten des Myocommas eingetreten.

Die Wachstumslinien des Trapezoidtyps folgen ebenso wie die der bisher besprochenen Schuppen dem endgültigen Schuppenumfang. Das Wachstumszentrum liegt deshalb annähernd in der Mitte, wenngleich der Eindruck entsteht, daß es jeweils nach dem schmalen Feld zu verschoben ist. Radien finden sich im allgemeinen sowohl im Oral- wie im Caudalfeld ausgebildet. Auch in den Lateralfeldern, besonders in dem Teil, welcher der breiten Seite des Trapezoides zugekehrt ist, sind Radien vorhanden.

Wir haben schon erwähnt, daß beide Untertypen kaum nebeneinander vorkommen. Die Art der Verbreitung läßt Rückschlüsse auf ihre Entstehungsursachen zu. Der von den Schuppen einzunehmende Raum verbreitert sich anhaltend von der Kopfregion bis zur Mitte der Brustregion, um von hier aus nach hinten schmäler zu werden. Die Schuppengröße der einzelnen Schuppen nimmt von der Kopfregion an nach hinten ständig zu. Die Zahl der Schuppen wie der Schuppenreihen vermindert sich sehr rasch von der Kopfregion nach hinten. Wir dürfen annehmen, daß die Neigung der Trapezoidschuppen zur Verbreiterung bzw. zur Verengung mit den wechselnden Raumverhältnissen auf der Fischunterseite parallel geht. Tatsächlich finden sich auch etwa bis zur Mitte der Brustregion Trapezoidschuppen mit schmalen Oral-feld und breitem Caudalfeld, und von hier ab überwiegen im allgemeinen die Untertypen mit schmalen Caudalfeld und breitem Oral-feld. Für die Gestaltung der Trapezoidschuppen sind also offenbar allein raumverändernde Faktoren bestimmend.

5. Mitteltyp

An den von Hase (10a) als Rücken- bzw. Bauchlinie bezeichneten Stellen finden sich häufig Schuppen, die sowohl der linken wie auch der rechten Körperhälfte zugeordnet werden können. Es sind dies Schuppen, die in ihrer Ausbildung und Formgestaltung

einmal dem stark geknickten Grat — eben der Rückenlinie oder der hinteren Bauchlinie — folgen müssen, zum anderen als Einzelschuppe direkt in der „Mitte“ dieses Grates zu liegen kommen (vgl. auch Mitteltyp Abb. 25, 26). So paßt sich natürlich diese Form im Querschnitt dem Untergrunde an und findet sich deshalb in U-Form ausgebildet. Die beiden Lateralfelder wachsen auf den Körperseiten im typischen Falle

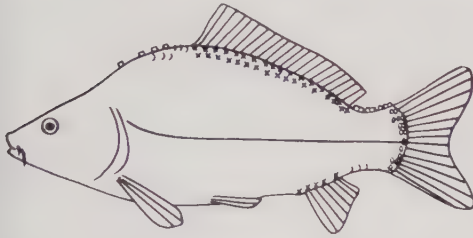


Abbildung 25

Verteilungsschema folgender Schuppentypen:

- = Mitteltyp × = Ellipsentyp
) = Wölbungstyp ○ = Füllschuppentyp
bei Teichkarpfen.

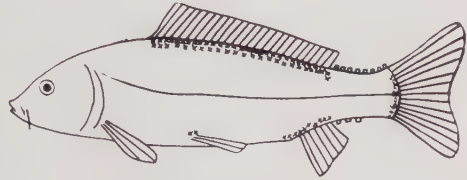


Abbildung 26

Verteilungsschema folgender Schuppentypen:

- = Mitteltyp ○ = Füllschuppentyp
× = Ellipsentyp
bei Flußkarpfen.

gleichmäßig aus, wobei die größte laterale Wachstumsintensität entweder in Höhe des Wachstumszentrums oder caudalwärts davon gelegen ist. Daraus ist leicht abzuleiten, daß bei caudaler Schuppenverbreiterung eine Form entstehen kann, die dem Trapezoidtyp nicht unähnlich ist. Die Veränderung des Mitteltypus bei leichter Verschiebung zur Körperseite hin spricht jedoch schon für eine verschiedene Entstehungsursache ähnlicher Schuppenformen.

Im allgemeinen ist der Oralrand der Mittelschuppen gerade ausgebildet oder leicht gewellt. Mitunter ist eine oral-lateral gelegene Ecke leicht vorgezogen. Die Lateralränder können entweder gerade oder schwach nach außen gewölbt vorliegen. Der Caudalrand jedoch ist fast immer abgerundet, wobei der caudale Pol eine sichtbare Ausbildung erfahren hat. Unbedingte Voraussetzung für eine typische Ausbildung des Mitteltyps ist, daß das Wachstumszentrum genau auf der Rücken- oder Bauchlinie liegt (vgl. auch Abb. 27 u. 28). Das Herauswandern desselben aus der Rückenlinie läßt sich in seiner Auswirkung recht anschaulich an den Schuppen verfolgen, welche in der fünften und sechsten Reihe oberhalb der Seitenlinie (EO und FO) vor der Rückenflosse gelegen sind. Es ist hier deutlich zu erkennen, daß das Wachstumszentrum bestrebt ist, seinen Platz an der Rückenlinie beizubehalten. Im Verlauf dieser Reihen wandert das Wachstumszentrum leicht in dorsaler Richtung, während sich die Lage der Schuppen mehr und mehr nach der Körperseite verschiebt (vergleiche auch Wölbungstyp). Zusammenwirkend mit dieser Verlagerung der Schuppen nach der Körperseite wandert die Hauptmasse der Schuppe ventralwärts. Infolge der starken Körperkrümmung tritt daraufhin am Dorsalrand der Schuppe eine Wachstumshemmung ein, in deren Auswirkung das Wachstumszentrum passiv in dorsaler Richtung verschoben wird. Radien sind im allgemeinen nur im Oral- und Caudalfeld, und hier besonders stark ausgebildet. Schon bei leichter Seitenlage der Schuppe treten auch wenige im Dorsalfeld auf.

Abwandlungen von der typischen Form der Mittelschuppe entstehen besonders dann, wenn eine Flosse auf die Ausbildung des Oral- oder Caudalfeldes einwirkt. Das ist erklärlicherweise meist durch Verstärkung der ohnehin vorhandenen leichten Einstülpung in der Mitte des Oral- und Caudalfeldes der Fall. Eine solche Einwirkung findet sich bei der letzten FO-Schuppe vor der Rückenflosse im Caudalfeld und bei der ersten DO-Schuppe nach der Rückenflosse im Oralfeld, wie auch bei der letzten dieser Reihe im Caudalfeld. In besonders starken Fällen wirkt sich diese „Störung“ auch auf die zweite Schuppe jeweils vor bzw. nach der abgrenzenden aus.

In einigen wenigen Ausnahmen sind auch besonders vor der Rückenflosse die Oralränder der Schuppen so verändert, daß sie in einer gewissen Gegenläufigkeit zu einander stehen. Demnach wäre — um ein Beispiel hierfür anzugeben — der Oralrand der ersten Schuppe an der dorsal-orale Ecke ausgestülpt, bei der zweiten Schuppe direkt dahinter ist die ventral-orale Ecke vorgezogen. Dies sind nun Formen, die in vieler

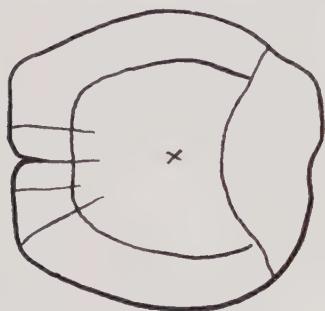


Abbildung 27

Mitteltyp einer Schuppe vor der Rückenflosse vom Teichkarpfen
Schuppenlänge = 1,43 cm.



Abbildung 28

Mitteltyp einer Schuppe hinter der Rückenflosse vom Teichkarpfen
Schuppenlänge = 0,73 cm

Hinsicht den Rhomboidschuppen ähnlich sind und auch als solche typenmäßig eingeordnet wurden. Sie sind hier nur deshalb erwähnt, weil sie in ihrer Funktion und ihrem Vorkommen die Mittelschuppen ablösen können.

Es ist durchaus möglich, daß selbst bei exakt in der Mitte der Linie liegenden Schuppen eine Wachstumstendenz in wechselnder Folge nach der einen und der anderen Körperseite gegeben ist. Ausgeschlossen ist andererseits auch nicht die Möglichkeit, daß die Form so gestalteter Oralränder in gegenseitiger Abhängigkeit voneinander entsteht.

In diesem Zusammenhang ist es nicht uninteressant, auch auf die Mittelschuppen des Spiegel- oder des Zeilkarpfens hinzuweisen. Es ist dies eine der wenigen Formen, welche sich bei diesem Beschuppungstyp durch ihre Formkonstanz besonders auszeichnet. Ihr Vorkommen ist im allgemeinen auf die Rückenlinie vor und nach der Rückenflosse beschränkt, sofern hier Schuppen vorhanden sind (nach Wunder [35 c] beim typischen Zeilkarpfen, dem Galizier, dem Dinkelsbühler wie auch dem Aischgründer Spiegelkarpfen). Die äußere Gestalt dieser Schuppen erinnert sehr an die Form eines Doppelflügels (vgl. Abb. 29). Der orale Rand zeigt auch hier in seiner Mitte eine leichte Einstülpung und ist in Richtung nach den Lateralpolen — wie man die Spitze der Flügel auch bezeichnen möchte — leicht nach außen gewölbt. Die Hauptwachstumsrichtung dieser Schuppen liegt also vom Wachstumszentrum aus in der lateralen Dimension. Das Wachstumszentrum ist auch hier in der Mitte der Schuppen und außerdem jeweils auf der Rückenlinie gelegen. So kommt es, daß die Schuppe gleichermaßen von der Rückenlinie aus an den beiden Körperseiten ventralwärts auswächst. Vergleichen wir diese Schuppenform des Spiegelkarpfens mit der entsprechenden (Mitteltyp) des Schuppenkarpfens, so tritt die weitgehend gleichartige Ausbildung deutlich hervor. Es ist demnach anzunehmen, daß die Ausbildung der Schuppen beim Spiegel- und Zeilkarpfen in morphologischer Hinsicht nach ähnlichen Prinzipien erfolgt wie auch beim Schuppenkarpfen.

6. Wölbungstyp

Wie die Mittelschuppe, so ist auch die Wölbungsschuppe nach dem Ort ihres Vorkommens benannt. Ihr Verbreitungsgebiet liegt demnach ganz allgemein an Stellen besonders starker Körperwölbung, wie sie seitlich entlang der Rücken- und der Bauchlinie gegeben sind. Die äußere Form dieses Typus ist je nach der Lage an den einzelnen

Wölbungen verschieden, so daß nur ganz allgemeine Gesichtspunkte herausgestellt werden sollen.

Radien sind fast immer nur im Oral- und Caudalfeld vorhanden und nur ganz vereinzelt in dem einer Hemmung zugewandten Lateralfeld zu finden. Das charakterisierende Merkmal der Wölbungsschuppe aber ist die exzentrische Lage des Wachs-



Abbildung 29

Ausbildung einer Flügelschuppe vor der Rückenflosse eines Zeilkarpfens K₃.
Schuppenlänge = 1,8 cm.

tumszentrums. Bei Schuppen an der Seite der Rückenlinie liegt es dorsalwärts verschoben, während es bei Schuppen seitlich der Bauchlinie ventralwärts gelegen ist. Infolgedessen erscheint auch jeweils das der Seitenlinie zugewandte Schuppenfeld vergrößert. Die Art dieser Vergrößerung sowie die daraus resultierende Schuppenform sind für jeden Standort typisch. Sowohl an der Seite der Rückenlinie wie auch der Bauchlinie finden wir am Schwanzstiel eine Form, bei der neben der Vergrößerung des Lateralfeldes auch ein Auswachsen in oraler Richtung stattgefunden hat. Um es an einem Beispiel zu erläutern, wäre demnach bei an der Seite der Bauchlinie gelegenen Schuppen die oral-dorsale Ecke besonders mächtig und voll ausgebildet (Abb. 30). Der jeweils dem Grat zugekehrte Schuppenrand wirkt nicht nur gehemmt, sondern am



Abbildung 30

Wölbungstyp vom ventralen Schwanzstiel eines Flußkarpfens mit stark entwickelter oral-dorsaler Ecke. Schuppenlänge = 1,3 cm.

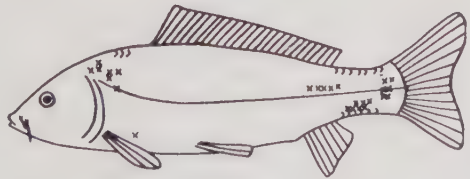


Abbildung 31

Verteilungsschema der Wölbungstypen () und Übergangsformen (x) beim Flußkarpfen.

Schwanzstiel ganz allgemein abgewetzt. Der Caudalrand liegt hier meist in leicht spitziger Form vor.

Nicht so scharf ausgeprägt wirken sowohl beim Teich- wie beim Flußkarpfen die entsprechenden Schuppenformen im vorderen Körperdrittel. Hier finden wir Wölbungstypen besonders an der Seite der Rückenlinie wie auch einige wenige an der Krümmung der Bauchseite (siehe auch Abb. 25 und 31, Wölbungstyp).

Besonders die Wölbungstypen an der Seite der Rückenlinie lassen Rückschlüsse auf ihre Entstehung zu. Es wurde deshalb schon bei der Besprechung der Mittelschuppen kurz auf diese Wölbungsformen verwiesen. Die über die Körperwölbung der Rückenseite verlaufenden Längsreihen EO und FO lassen die Bildung und das Verschwinden dieses Typs recht anschaulich verfolgen. Die Ausbildung der Wölbungsschuppen erfolgt bereits, wenn der größte Teil der Schuppe einseitig auf einer der beiden Körperseiten gelegen ist. Offenbar tritt hier eine Wachstumshemmung ein, die sich im Dorsalfeld der Schuppe auswirkt. Dadurch wird das Wachstumszentrum in dorsaler Richtung verlagert. Das Wachstum im Ventralfeld dagegen scheint weitgehend normal zu verlaufen. Darüber hinaus sind häufig noch zwei einander gegenüberliegende Ecken vergrößert, so daß die Form der Rhomboidschuppe ähnlich wird. Eine vorgezogene Ecke im Oralfeld kann dem Zweck einer besseren Verankerung dienen. Die Ähnlichkeit dieser Wölbungsschuppen mit dem Rhomboidtyp bezieht sich jedoch nur auf die äußere Schuppenform, während die verschiedene Lage der Wachstumszentren beider Typen das Einwirken stärkerer Faktoren beweist und so für eine Trennung beider spricht (vgl. auch Abb. 32). Wir dürfen nach diesen Feststellungen annehmen, daß nicht nur eine Flosse oder ein fester Widerstand, sondern in etwas schwächerem Maßstab auch eine Körperwölbung Wachstumshemmungen hervorrufen kann. Tatsächlich prägt sich die Körperwölbung auch im Querschnitt frisch entnommener Wölbungsschuppen aus. Daß offensichtlichen Widerständen stärkere Auswirkungen zuzuschreiben sind, zeigt sich im Fehlen von Wölbungsschuppen mit Beginn und im Verlauf der Rückenflosse. Hier sind durch die Einwirkung dieser Flosse andere, sichtbar stärker gehemmte Schuppenformen entstanden. Das Fehlen der Wölbungsschuppen an der mittleren Bauchseite kann nur mit dem starken Spannungswechsel der Haut und mit dem Auftreten kleinerer, weniger formbeständiger Schuppen erklärt werden.

7. Schultergürteltyp

Wenngleich die hier zu besprechenden Schuppenformen nicht nur am Schultergürtel gefunden werden, wie man nach der Benennung schließen könnte, so sind doch in dieser Gruppe Formen zusammengefaßt, die sich in ihrer Entstehungsursache und ihrer Gestalt nicht allzu wesentlich unterscheiden.

Immer erfolgt die Ausbildung der hier zu beschreibenden Schuppen auf Grund einer einseitig wirkenden Wachstumshemmung, die sich im allgemeinen an einer Ecke des Oralfeldes oder aber vereinzelt an einer solchen des Caudalfeldes auswirkt.

Die äußere Form der Schultergürtelschuppen entsteht unter dem Einfluß der an der jeweiligen Fundstelle herrschenden Formbildungsfaktoren, welche die Schuppe an den der Hemmung abgewandten Seiten zum Typus ihrer Umgebungsschuppen formen. Dem entsprechend finden wir auch meist in der Gegend der Seitenlinie Typen, deren Lateralränder und deren Caudalfeld denen normaler Schuppen entsprechen. Hinter der Brustflosse jedoch, also mehr an der Bauchseite gelegene Schuppen zeigen in der Ausbildung der Lateralränder und vor allem des Caudalfeldes eher eine Ähnlichkeit mit den Schuppen des Rhomboid- oder des Hexagonaltyps (vgl. auch Abb. 37). Die Ausbildung des der Hemmung zugekehrten Feldes folgt dagegen streng der vom jeweiligen Widerstand gegebenen Form. Es prägt sich dabei auf der Schuppe der Winkel ab, den der Widerstand gegenüber der Schuppenlage bildet. Betrachten wir den Anfangsverlauf der Längsreihen, so stellen wir fest, daß die Reihen oberhalb der zweiten (BO) Reihe anfänglich leicht in dorsaler Richtung verlaufen. Die Reihen unterhalb der Seitenlinie dagegen biegen leicht im Verbreitungsgebiet der Schultergürtelschuppen in ventraler

Richtung. Eine solche Veränderung im Reihenverlauf wirkt sich meist auf die Lage des Caudalfeldes hier gelegener Schuppen aus.

Schuppen oberhalb der AO-Reihe erscheinen mit ihrem Caudalfeld leicht in Richtung des Reihenverlaufes, also in dorsaler Richtung verdreht. Schuppen unterhalb dieser Reihe wirken mit dem Caudalfeld in ventraler Richtung verdreht. Entsprechend dieser

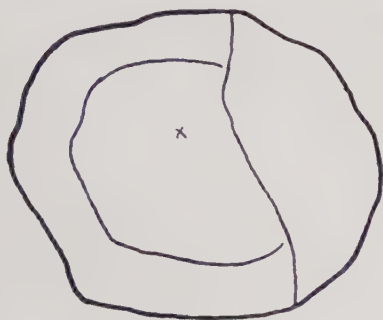


Abbildung 32

Wölbungstyp mit starker Rhomboid-ähnlichkeit von der Rückenwölbung unter der Rückenflosse von einem Flußkarpfen. Versobenes Wachstumszentrum. Schuppenlänge = 1,63 cm.



Abbildung 33

Schultergürteltyp aus der 1. Reihe oberhalb der Seitenlinie mit Hemmung von der oral-dorsalen Richtung (Teichkarpfen). Schuppenlänge = 1,63 cm.

Abbildung 34

Schultergürteltyp von der 2. Reihe unterhalb der Seitenlinie mit Hemmungserscheinung unmittelbar im Oralfeld (Teichkarpfen). Schuppenlänge = 1,03 cm.



verschiedenen Schuppenlage ist nun auch der jeweils auf die Schuppe einwirkende, vom Schultergürtel gegebene Winkel verschieden.

Von dorsaler in ventraler Richtung entlang dem Schultergürtel gehend, finden wir demnach zuerst Schuppen, bei denen die Wachstumshemmung an der oral-ventralen Ecke der Schuppe gelegen ist (Abb. 33). Bei der zweiten Reihe unterhalb der Seitenlinie (BU) wirkt sich bei Teich- und Flußkarpfen gleichermaßen die Hemmung nur im Oralfeld der Schuppe aus (Abb. 34). Bei den noch weiter ventralwärts gelegenen Reihen wandert diese Hemmung nunmehr an die oral-dorsal gelegene Ecke.

Eingangs wurde schon erwähnt, daß die Schultergürtelschuppen nicht ausschließlich am Schultergürtel gelegen sind, sondern daß vielmehr in ähnlicher Weise auch an anderen Körperstellen diese Formen entstehen können. Man findet diese Schuppen-gestalt auch an solchen Stellen, an denen durch eine Flosse in einer Längsreihe eine Platzverengung eintritt (vgl. auch die beiden Schemata Abb. 35 und 36). Entsprechend der Schuppenlage gegenüber der Flosse ist die Hemmungsseite vor der Flosse die caudal-ventrale Ecke, nach derselben die oral-ventrale Ecke, um es am Beispiel der Bauchflossen zu erläutern. An der Afterflosse dagegen tritt nur eine Verengung ein, da die entsprechenden Reihen dort eine Unterbrechung oder ihr Ende finden.

Die Schuppen am Grunde stark beweglicher Flossen, beispielsweise der Brust- oder der Bauchflosse, unterscheiden sich jedoch neben ihrer geringeren Größe auch in der Ausbildung des gehemmten Randes von der typischen Schultergürtelschuppe. Diese Feststellung kann durch Vergleich der Schuppen auf Abb. 37 und Abb. 34 gezeigt werden. Während die Schuppe des Schultergürtels trotz starker Hemmung noch immer eine

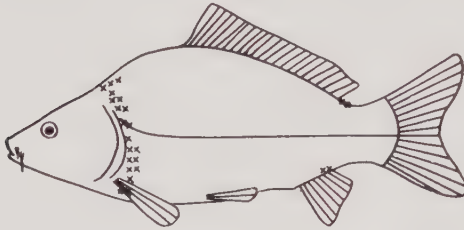


Abbildung 35
Verteilungsschema des Schultergürteltyps
vom Teichkarpfen.

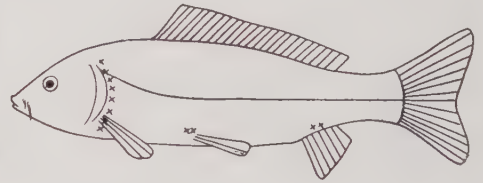


Abbildung 36
Verteilungsschema des Schultergürteltyps
vom Flußkarpfen.



Abbildung 37

Schultergürteltyp vom Flossengrund der Brustflosse aus der 4. Reihe unterhalb der Seitenlinie (Flußkarpfen). Die Form des Oralfeldes ist der des Flossengrundes angepaßt. Schuppenlänge = 1,03 cm.

leichte Andeutung des Oralpoles zeigen kann, so finden wir bei der Schuppe der Brustflosse an dieser Stelle eine leichte Eindellung, die in ihrer Form der Rundung des Flossengrundes entspricht. Bei diesem Vergleich ist ferner die Lage der Wachstumszentren interessant. Selbstverständlich liegt das Wachstumszentrum wie bei allen anderen gehemmten Typen auch hier in Richtung nach der Hemmungsseite zu verschoben. Bei der Schuppe des Schultergürtels erkennen wir am Verlauf der eingezeichneten Skleridie gegenüber dem Wachstumszentrum und dem endgültigen Schuppenrand, daß die Stärke der Hemmung von Anbeginn des Schuppenwachstums sich nicht wesentlich verändert hat. Bei der Schuppe des Flossengrundes jedoch ist am Verlauf dieser Wachstumslinie zu erkennen, daß sich eine vorhandene leichte Hemmung deutlich mit der Größenzunahme der Schuppe verstärkt hat. Auch an der Auswirkung einer Wachstumshemmung auf Schuppen, die nur mittelbar (an zweiter oder gar dritter Stelle) an das Hindernis angrenzen, kann ein Rückschluß auf die Stärke der Hemmung gezogen werden. Die normale Ausbildung von Radien im Oral- und Caudalfeld erweitert sich oft auch hier in Richtung des Hemmungsbereichs. Dabei läßt auch die Stärke der Radien wie ihre Zahl auf die Intensität der Hemmung schließen. Verschiedene Grade sichtbarer Schuppenhemmung finden sich jedoch in großer Zahl bei den Schuppen des Ellipsentyps, und auch dort soll von ähnlichen Auswirkungen die Rede sein.

8. Ellipsentyp

Das Vorkommen von Ellipsenschuppen entlang der Rückenflosse und an der Seite der Bauchflosse zeigt, daß eine gewisse Gleichartigkeit dieser Form mit dem Standort

und den Bildungseinflüssen auch der Schultergürtelschuppen gegeben ist. Während letztere entlang des Schultergürtels gefunden werden, der ihnen als Hartgebilde in der oralen Entwicklung einen Widerstand entgegensetzt, ist bei den Ellipsentypen dieser Widerstand durch die genannten Flossen gegeben (vgl. auch Ellipsentyp Abb. 25 u. 26). Charakteristisch ist deshalb für alle Ellipsenschuppen, daß eine deutlich sichtbare Wachs-



Abbildung 38

Stärker gehemmter Ellipsentyp aus der 6. Reihe oberhalb der Seitenlinie von einem Teichkarpfen. Schuppenlänge = 1,2 cm.

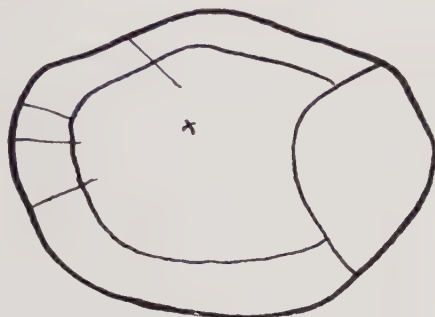


Abbildung 39

Schwächer gehemmter Ellipsentyp aus der 5. Reihe oberhalb der Seitenlinie von einem Teichkarpfen. Schuppenlänge = 1,67 cm

tumshemmung an dem der Flosse jeweils zugewandten Lateralfeld besteht. Wir unterscheiden also zwischen Schuppen seitlich der Rückenflosse mit Hemmung im Dorsalfeld und Schuppen an der Seite der Afterflosse mit Hemmungen im Ventralfeld. In beiden Fällen liegt jedoch eine Schuppengestalt vor, die in ihrem Umriß der Form einer Ellipse ähnlich ist. Die längere Achse dieser Ellipse auf den Körper des Fisches übertragen, liegt in oral-caudaler Richtung.

Der ungehemmte Lateralrand sowie der größte Teil der daran anschließenden Caudal- und Oralränder lassen viel deutlicher und ähnlicher in ihrer Rundung Ellipsenform erkennen als das eigentlich gestauchte Lateralfeld (siehe auch Abb. 38 u. 39). Demnach scheint die direkte auf die Wachstumshemmung folgende laterale Stauchung allein nicht für den elliptischen Formcharakter verantwortlich zu machen sein. Es ist jedoch möglich, daß die längliche elliptische Form auch mittelbar infolge einer Rückstau- oder Pufferwirkung von seiten zweiter und dritter Schuppen gebildet wird. Dabei tritt ebenfalls an der scheinbar hemmungsfreien Seite ein leichter Druck auf, der die Schuppe in ihre schmale, elliptische Form zu prägen vermag.

Bei der Untersuchung und dem Vergleich von Ellipsenschuppen aus der fünften und der sechsten Reihe oberhalb der Seitenlinie (EO und FO) sind eindeutig zwei größenverschiedene, jedoch formähnliche Untertypen herauszufinden. Die weit größeren EO-Schuppen lassen besonders am Beginn der Rückenflosse bei noch relativ schwacher Hemmung in der Mitte des Dorsalfeldes eine zwar schwache, doch recht deutlich gebildete Ausstülpung in Richtung zur Rückenflosse erkennen (Abb. 39). An den beiden, im Zusammenhang mit dieser erwähnten Ausstülpung entstehenden Eindellungen an der ehemals oral-dorsalen wie auch an der caudal-dorsalen Ecke kommt jeweils stets eine kleine Schuppe des FO-Untertyps zu liegen. Als erste Schuppe direkt an der Flosse zeigt die FO-Schuppe stärkere Hemmungserscheinungen im Dorsalfeld, außerdem ist sie, wie schon erwähnt wurde, sehr klein ausgebildet (vgl. auch Abb. 40 und 41a und 41b).

Was die an einer Körperstelle des Fisches vorkommende Schuppengröße betrifft, so kann ganz allgemein festgestellt werden, daß mit zunehmendem Wechsel von Hautspannungen die Schuppengröße abnimmt. Diese Feststellung dürfte sich eindeutig durch die kleinen Schuppen von Kopf- und Brustregion an der Bauchseite sowie durch die relativ kleinen Schuppen am Flossengrund stark beweglicher Flossen beweisen lassen.

Ebenso scheint der negative Beweis dadurch gegeben, daß die Schuppen am Schultergürtel infolge des schwachen Hautspannungswechsels in fast normaler Größe ausgebildet sind.

Die kleine Ellipsenschuppe der FO-Reihe jedoch liegt wiederum in zwei Ausbildungsformen vor. Zunächst finden sich Schuppen, deren Dorsalfeld fast gerade gegen die



Abbildung 40

Kleine Schuppe des Ellipsentyps aus der 6. Reihe oberhalb der Seitenlinie von einem Flußkarpfen. Schuppenlänge = 0,97 cm.

Rückenflosse abschließt (Abb. 40). Daneben sind aber häufig Bildungen zu finden, bei denen das Dorsalfeld in der Mitte weiter ausgewachsen ist (Abb. 41a und 41b). In diesem Fall scheint die relativ stärkste Hemmung vorzuliegen, denn durch den Einfluß der Flosse wird die Schuppe zum Umschlagen des äußeren Dorsalfeldes nach der Körperaußenseite hin, also gegen die Schuppenoberseite, veranlaßt. Es bildet sich eine Schuppenform, deren Dorsalfeld tüchtförmig gestaltet ist, und die wir der Kürze wegen als „Tütchenschuppe“ bezeichnen wollen. Sie ist sehr häufig ausgebildet bei den Teichkarpfen der Altersklassen II und III, beim Flußkarpfen der dritten Altersklasse spärlich, während sie bei den Brütlingen sowohl von Teich- und Flußkarpfen wie auch beim Fluß-K₂ überhaupt nicht vertreten ist. Offenbar ist das Vorkommen auf die älteren Karpfenjahrgänge beschränkt, und es scheint nicht unmöglich, daß die Schuppen im Verlaufe ihrer Breitenentwicklung vor allem auf Grund von Flossenbewegungen eine Ablenkung erfahren, die sie sodann wieder zurückwachsen läßt und zur Tütchenbildung veranlaßt. Das Bestreben, auch in Hemmungsrichtung noch weiterzuwachsen, wie das bei den Schuppen der EO-Reihe durch den mittleren Teil des Dorsalfeldes deutlich sichtbar ist, setzt sich demnach bei den FO-Schuppen in gleicher Weise fort und führt so durch Umschlagen zur Tütchenbildung (vgl. auch Abb. 41a und 41b).

Das Wachstumszentrum aller Ellipsenschuppen ist mehr oder weniger stark nach der gehemmten Seite zu verschoben. Besonders die Schuppen des FO-Untertyps zeigen infolge ihrer unmittelbaren Lage am Grund der Flosse die stärksten Hemmungserscheinungen. Etwas schwächer sind die Hemmungserscheinungen offensichtlich bei Ausbildung des geraden Lateralrandes; denn es ist anzunehmen, daß die Schuppe zum Umschlagen eine gewisse Druckschwelle überwinden muß. Die relativ schwächste Hemmung dieser Art jedoch finden sich bei den schon erwähnten großen EO-Schuppen, an deren Lateralrandern noch eine leichte Vorwölbung erkennbar ist. Radian sind bei allen Untertypen häufig neben der normalen Ausbildung im Oral- und Caudalfeld auch an der stark gehemmten Seite anzutreffen.

Die Häufigkeit wie die Stärke dieser Radian sowie auch der Verlauf der Wachstumslinien gegenüber dem endgültigen Schuppenrand können als Gradmesser für die Intensität dieser Hemmung herangezogen werden. Dabei sind im Falle einer geringen Wachstumshemmung bei gleicher Zahl von Wachstumslinien in allen Feldern lediglich die Abstände der im gehemmten Feld liegenden geringer. Bei Einwirkung einer stärkeren Hemmung werden darüber hinaus die Striae des Hemmungsfeldes in geringerer Zahl angelegt. Bei noch stärkerer Hemmung unterbleibt die Anlage neuer Wachstumslinien vollkommen. Der entsprechende Rand erfährt eine Formgestaltung, wie sie vom Widerstand gegeben ist.

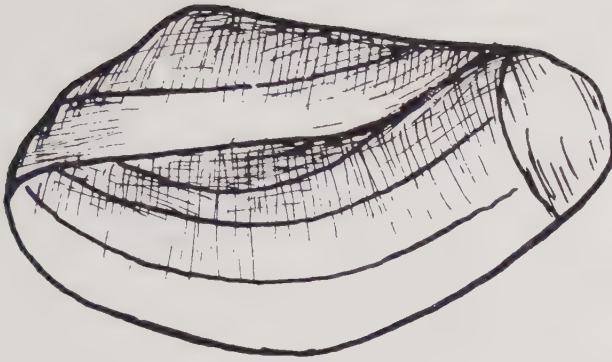


Abbildung 41 a

Schema einer Tütchenschuppe aus der 6. Reihe oberhalb der Seitenlinie vom Teichkarpfen.
Schuppenlänge = 0,67 cm.

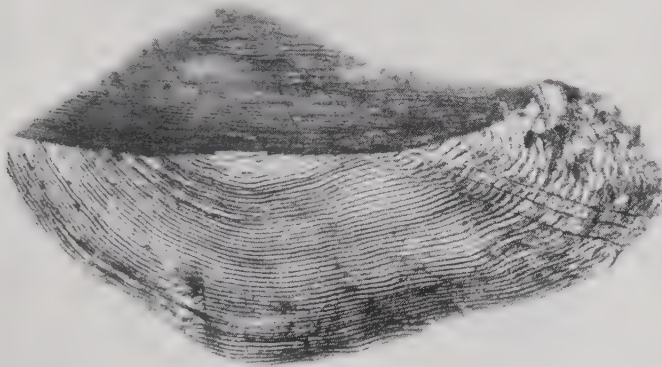


Abbildung 41 b

Bild der auf Abbildung 41 a im Schema dargestellten Tütchenschuppe.

9. Füllschuppentyp

Die hier zusammengefaßten Karpfenschuppen sind nach ihrer Funktion benannt. Im Beschuppungsbild des Schuppenkarpfens treten sie an solchen Stellen auf, an denen andere, bisher besprochene Schuppenformen keine Ausbildung erfahren haben. In ihrer Größe wie auch in ihrer groben Form sowie ihrem Fundort zeigen sie eine gewisse Parallelität mit den im vorigen Kapitel erwähnten FO-Untertypen der Ellipsenschuppe. Auch letztere scheinen infolge ihrer geringen Größe noch Räume auszufüllen, die sonst unbedeckt bleiben müßten.

Das Verbreitungsgebiet der Füllschuppe am Grund der Schwansflosse und damit am Ende der Längsreihen läßt nach dem bereits für andere Schuppentypen, insbesondere aber für die Ellipsenschuppe, Gesagten erkennen, daß hier am Ende jeder Reihe Schuppen ausgebildet werden, die eine sehr geringe Größe aufweisen (vgl. auch Schemata Abb. 25 und 26). Die Auswirkung stärkerer Spannungswechsel der Körperhaut ist auch

hier gegeben. Ferner kann man hier eine Schuppenform erwarten, deren Gestalt derjenigen der Ellipsenschuppen zwar ähnlich ist, deren längere Achse jedoch parallel dem Rande des Widerstandes verläuft, also vorwiegend dorsal-ventral.

Tatsächlich finden wir diese Form im allgemeinen verwirklicht, wenn auch nur in groben Zügen, zum Teil sogar nur andeutungsweise. Die Schuppen zeigen — wie wir auch aus den Maßtabellen des Anhangs vergleichend in Zahlenwerten entnehmen können — die geringste Ausdehnung im Verlauf der gesamten Längsreihe. Ebenfalls nicht immer liegt die längere Ellipsenachse in dorsal-ventraler Richtung. Am oberen wie am untersten Flossenstrahl der Schwanzflosse tritt jeweils dorsal und ventral am Schwanzstiel eine bis mehrere Füllschuppen auf, deren längere Achse wie bei den FO-Schuppen in oral-caudaler Richtung verläuft.

Nach dem bisher für andere Schuppentypen Festgestellten müßte man erwarten, daß gegenüber der Schwanzflosse im Caudalfeld der Füllschuppen eine Wachstumshemmung vorliegt. Tatsächlich scheint es aber bei diesen Schuppen eine solche Hemmung gar nicht zu geben, wenigstens nicht in nennenswertem Ausmaß. Dagegen liegt das Wachstumszentrum sogar überraschenderweise oralwärts verschoben, was auf eine Wachstumshemmung im Oralfeld hindeutet. Dieses scheinbar gegenüber anderen Schuppentypen widerspruchsvolle Verhalten kann auf verschiedene Weise erklärt werden. Einmal liegt ja die Schuppe mit ihrem oralen Feld fest in der Körperhaut verankert, während das Caudalfeld in diesem Falle aus dem Bindegewebe herausragt, um den letzten freien Rest des Flossengrundes zu decken. Vom letzten freien Körpersegment scheint außerdem mehr Raum zur Entwicklung der Schuppe in caudaler Richtung gegeben zu sein. In oraler Richtung dagegen scheint die Schuppe einen segmental abschließenden Widerstand zu finden, gegen welchem zu sich dann das Wachstumszentrum verlagert. Auch die Radienbildung sowie die Verteilung derselben stehen unter dem Einfluß dieser Beobachtungen. Vor allem im Oralfeld, weniger im Caudalfeld und selten in den Lateralfeldern sind Radien ausgebildet (vgl. auch Abb. 42).

10. Übergangsformen

Übergänge von einem in den anderen Schuppentyp kommen im Verlauf der Längsreihen ständig vor. Das zeigt schon einmal die Besprechung der Schuppenformen im Reihenverlauf (siehe Anhang); zum anderen lassen sich die Übergänge auch zahlenmäßig aus den Tabellen 9 und 10 für Teich- und Flußkarpfen ansehen. Wollten wir hier sämtliche Formänderungen der Schuppen ausführlich behandeln, so würde eine solche Ausarbeitung über den allgemeinen Rahmen dieser Untersuchung weit hinausgehen. In einigen Abschnitten, wie z. B. bei den Mitteltypen und Wölbungstypen, wurde fernerhin die Besprechung des Übergangs vorweggenommen, da sie zur Entwicklung letzterer Form notwendig schien. Wir haben bereits an diesem Beispiel erkannt, daß der Übergang von einer in die andere Schuppenform von Einflüssen abhängig ist, die im allgemeinen von den Körperformen gegeben sind. So dürfen wir also annehmen, daß für bestimmte Körperregionen gewisse Schuppenformen typisch sind. Weiterhin darf man annehmen, daß Übergangsformen einmal durch die langsame Ausbildung der für das Auftreten bestimmter Schuppentypen nötigen Einflüsse bestimmt werden, d. h., daß die sich in bestimmter Richtung entwickelnden Schuppentypen langsam im Verlauf der Längsreihe in den Einflußbereich hineinwachsen. Zum anderen besteht die Möglichkeit, daß der Übergang von einer zur anderen Form durch die Platz- oder Raumfrage der Schuppen selbst gegeben wird. Allein die Befunde bei den verschiedenen Übergängen scheinen für die zuerst dargelegte Ansicht zu sprechen.

Die auf den Schemata 31 und 43 vermerkten Übergangsformen sind Schuppen, die auf Grund eines langsamen Übergangs von einer in die andere Form entstanden sind. Als solche besitzen sie Ausbildungsmerkmale zweier verschiedener Schuppentypen. Sie stellen demnach Zwischenformen dar, die sich in ihren charakteristischen Merkmalen weder dem einen noch dem anderen Typus unterordnen lassen. Im Gegensatz dazu stehen Übergänge, bei denen zwei in einer Längsreihe unmittelbar hintereinander

folgende Schuppen nach ihren wesentlichen Merkmalen verschiedenen Schuppentypen angehören. Es unterbleibt hier die Ausbildung einer typischen Übergangsform.

Einer der am häufigsten vorkommenden Übergangstypen ist die Zwischenform von der Rhomboid- zur Hexagonalschuppe (siehe Abb. 44). An diesem Beispiel soll das Wesen dieser Schuppen besprochen werden: Das Oralfeld läßt wie auch die eingezeichnete

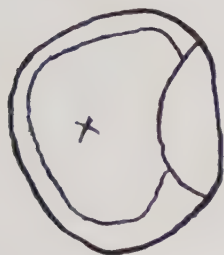


Abbildung 42 (links)

Schema einer Füllschuppe aus der 1. Reihe unterhalb der Seitenlinie vom Teichkarpfen. Sehr wichtig ist das oralwärts gelegene Wachstumszentrum. Schuppenlänge = 0,63 cm.

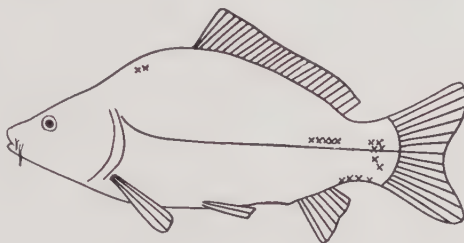


Abbildung 43 (rechts)

Verbreitungsschema der Übergangsform beim Teichkarpfen.

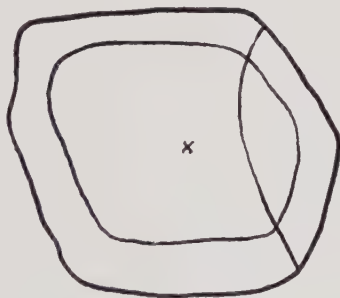


Abbildung 44

Übergangsform mit rhomboidem Oralfeld und hexagonalem Caudalfeld vom Flußkarpfen aus der 1. Reihe unterhalb der Seitenlinie. Schuppenlänge = 1,47 cm.

Wachstumslinie die Gestalt des Rhomboidtyps erkennen. Lediglich die oral-dorsale Ecke ist am Oralrand leicht gehemmt, wodurch hier eine leichte Tendenz zum Hexagonaltyp gegeben ist. Das Caudalfeld läßt außerdem an dem etwa in Schuppenmitte gelegenen caudalen Pole eine für Hexagonalschuppen typische Ausbildung erkennen.

Der Vergleich der Verteilungsschemata zeigt, daß bei den Teichkarpfen vor allem im vorderen Körperabschnitt die Entwicklung von Übergangsformen unterblieben ist. Offenbar ist das Fehlen dieser Form auf die Hochrückigkeit der Fische zurückzuführen. Infolge der großen Schuppenbreite der Hexagonal- und Rhomboidtypen erscheinen diese trotz der beginnenden Ausbildung ihre charakteristischen Merkmale noch weiter zu den Normaltypen gehörig. Ähnliches hatten wir schon bei der Bildung der Hexagonaltypen festgestellt. Auch hier liegen sie ihrer groben Maßverhältnisse wie ihrer noch geringeren Formverschiedenheit wegen dem Gesamteindruck der Normalschuppe viel näher, als dies bei den entsprechenden Schuppen der Flußkarpfen der Fall ist. Hier erscheinen die Schuppen infolge der lateralen Hemmung kantiger und geprägter, was den Eindruck der verschiedenen Zwischenformen besonders unterstreicht.

Bei der Besprechung der Schuppenform in den einzelnen Reihen (siehe Anhang) sowie auch in den Tabellen 9 und 10 sind jeweils für einen Flußkarpfen und einen Teichkarpfen die Veränderungen und die Aufeinanderfolge der verschiedenen Schuppenformen zusammengestellt. Im Zusammenhang damit ist außerdem auch auf die ver-

schiedenen beim Schuppenkarpfen vorkommenden Übergänge hingewiesen, so daß es nicht notwendig erscheint, dieselben noch einmal aufzuzählen.

11. Hemmungsgrade

Bei der Bildung und der Entwicklung der bisher besprochenen und beim normalen Schuppenkarpfen vorkommenden Schuppentypen haben wir zwei sich verschieden auswirkende Hemmungen kennengelernt. Die eine Hemmungsart „prägt“ eine Schuppe unter Umständen im Zusammenwirken mit anderen Faktoren in eine bestimmte Form. Allgemein wirkt diese Hemmung zweiseitig, d. h. von zwei gegenüberliegenden Seiten auf die Schuppe ein, relativ elastisch, so daß eine direkte Verlagerung des Wachstumszentrums oder gar eine Bildung von Radien nicht erfolgt. Diese Art von Hemmung dürfte es sein, die bei den Flußkarpfen letztlich den Impuls zur Bildung von Hexagonalformen in unmittelbarer Folge auf die Normaltypen gibt. Es ist als sicher zu betrachten, daß diese Hemmungswirkung die einmal in eine Richtung verlaufende Formbildung einer Schuppe um ein Wesentliches verstärkt.

Anders jedoch wirken einseitige Hemmungen, wie sie in stärkerem Maße von Widerständen und etwas schwächer von der Rücken-, der Seiten- oder der Bauchlinie ausgehen. Bei den Hemmungen, die sich von der Seitenlinie, von der Rücken- und Bauchlinie unmittelbar auf Schuppen des Normaltyps, des Rhomboid- wie des Hexagonaltyps auswirken, wandert im stärksten Falle das Wachstumszentrum leicht aus der Schuppenmitte heraus. Dabei wird auch an der Hemmungsseite noch immer neue Schuppensubstanz angelagert. Im Falle der geringsten Hemmung dieser Art wird nur der entsprechende Lateralrand leicht begradigt und wirkt sodann wie abgeschnitten. Die unmittelbare Einwirkung eines Widerstandes, sei es eine Flosse oder die Rücken- bzw. Bauchlinie, führt dagegen zur Ausbildung verschiedenster Schuppenformen. In gleicher Weise ist auch hier der Schultergürtel zu nennen. Diese starken einseitigen Hemmungen führen zur Ausbildung des Schultergürteltyps, des Ellipsentyps, des Wölbungstyps. Bei diesen Formen liegt zuweilen ein absoluter Wachstumsstillstand in der Hemmungsrichtung vor. In der Folge davon ist auch das Wachstumszentrum stark in Richtung zur Hemmungsseite hin verschoben.

Alle diese verschiedengestaltigen, wechselnd starken Hemmungen wirken jedoch am Schuppenkleid des normalen, gesunden Fisches und bedingen somit die verschiedene Form ursprünglicher normaler Schuppen. Daß auch andere von außen einwirkende Faktoren direkte oder indirekte Veränderungen der Schuppenform herbeiführen können, soll im folgenden bei der Besprechung veränderter Schuppen herausgearbeitet werden.

II. Veränderte Schuppen

Im Gegensatz zu den bisher besprochenen, ursprünglich ausgebildeten Schuppenformen sind die hier behandelten Schuppenformen im Laufe ihres Wachstums nach einer bestimmten Richtung hin „verändert“. Diese Veränderung ist im allgemeinen eine Folge äußerer Einwirkungen wie mechanische Beschädigung, schlechte Ernährung usw. Diese Typen sind hinsichtlich ihrer Häufigkeit wie auch ihrer Standortgebundenheit beim Einzelfisch sehr starken Schwankungen unterworfen, so daß sie zwar bei jedem Fisch vorkommen können, jedoch nicht unbedingt gefunden werden müssen. Nach der Ausbildung der einzelnen Veränderungen lassen sie sich in drei Gruppen einordnen:

1. Ersatzschuppen, Regenerate;
2. Schuppen ohne Wachstumszentrum und gleicherweise gestörte;
3. mechanische veränderte Schuppen, pathogene Typen.

1. Ersatzschuppen

Mit dem Auftreten und der Bildung von Schuppenregeneraten beschäftigen sich zahlreiche Arbeiten schon früher zitierter Autoren (siehe auch Wachstumszentrum). Unter ihnen aber hat wohl Nardi 1935 (22) erstmalig Ersatzschuppen eingehender be-

schrieben und dargestellt. Die Untersuchungen von Nardi (22), Sauter (28), Wunder (35b) haben gezeigt, daß eine Schuppenregeneration bei Verlust oder starker mechanischer Beschädigung einer Schuppe oder des Bindegewebes eintreten kann. Wie Sauter in Übereinstimmung mit diesen genannten Autoren mitteilt, erfolgt die Regeneration der Schuppen „im Grunde genommen ganz nach ontogenetischen Gesichts-

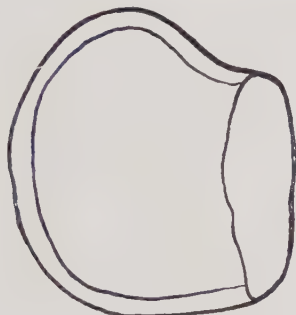


Abbildung 45

Junges Regenerat aus der 4. Reihe oberhalb der Seitenlinie vom Teichkarpfen, das noch Dreieckscharakter erkennen läßt. Schuppenlänge = 1,3 cm.

punkten“. Wie er weiter finden konnte, ist das Auftreten der ersten Schuppenkeime individuell verschieden und kann zwischen 30 und 100 Tagen erfolgen. Ja vielmehr nimmt er nach seinen Untersuchungen an, daß eine Regeneration nicht immer eintreten muß. Bei Karpfen, Goldfisch und Karauschen konnte Wunder feststellen, daß das Regenerat „offenbar in etwa 14 Tagen zu einem kleinen Plättchen heranwächst, das waben- oder netzartigen Bau zeigt.“ Dann wachsen nach außen zu die Ringleisten und die Schuppe vergrößert sich deutlich. Nach drei Wochen waren etwa 10 und nach sechs Wochen etwa 25 Ringleisten gebildet. Einzelne Schuppen zeigten Unterschiede. Wie Wunder weiter bemerkt, sind ganz junge Regenerate sehr zarte, dünne Plättchen, während ältere sich deutlich verdickt und vergrößert finden lassen, ohne daß die Zahl der Skleridien zugenommen hat. Außerdem konnte Wunder durch Vergleiche zwischen normalen Schuppen und deren Regeneraten feststellen, daß der kräftigeren Schuppe auch das kräftigere Regenerat entspricht. Beim sechs Wochen alten Schuppenregenerat eines Goldfisches konnte er fast dieselbe Größe finden wie bei der entsprechenden ursprünglichen Schuppe. Die Tatsache, daß schon beim drei Wochen alten Regenerat zehn, beim sechs Wochen alten 25 Ringleisten gefunden werden, läßt erkennen, daß schon lange bevor die Schuppe die Größe der entnommenen oder verlorenen erreicht, reguläre Ringleisten ausgebildet und gefunden werden. Da man üblicherweise an der Größe und der Ausdehnung des normal ausgebildeten Schuppenanteiles den Zeitpunkt der Regeneratbildung festzustellen vermag, zeigt diese Überlegung, daß eine solche Zeitpunktbestimmung nicht exakt durchgeführt werden kann. Nach diesen Feststellungen wird man den Zeitpunkt der Regeneration früher annehmen als er tatsächlich war.

Bezüglich der Formbildung bei Regeneraten sei auf das entsprechende ausführliche Kapitel verwiesen. Wir haben dort feststellen können, daß die Regeneratentwicklung der meisten normalen Schuppenformen über ein mehr oder weniger stark ausgeprägtes Dreieckstadium verläuft (vgl. auch Abb. 45).

Das fertig entwickelte Schuppenregenerat zeigt, wie wir bei der Besprechung normaler und abnormaler Schuppenteile bereits feststellen konnten, ein vergrößertes Primitivfeld, das der endgültigen Schuppe in der Form ähnlich ist. Bei Karauschen und Goldfisch zeigt es, wie Wunder bemerkt, wabenartigen Bau. Beim Karpfen findet sich hier in Übereinstimmung mit Wunders Befunden eine körnelige schwarze Masse

(bei frisch entnommenen Schuppen). Von einem allmählichen Übergang dieser körnigen schwarzen Masse in zunächst ungeordnet beginnende und verlaufende Striae (Wirbelbildung) kann möglicherweise ein Rückschluß auf die sich allmählich vermin- dernde Wachstumsgeschwindigkeit gezogen werden. Bei normaler Wachstumsgeschwin- digkeit schließlich werden die Striae konzentrisch etwa dem Schuppenrand folgend an-

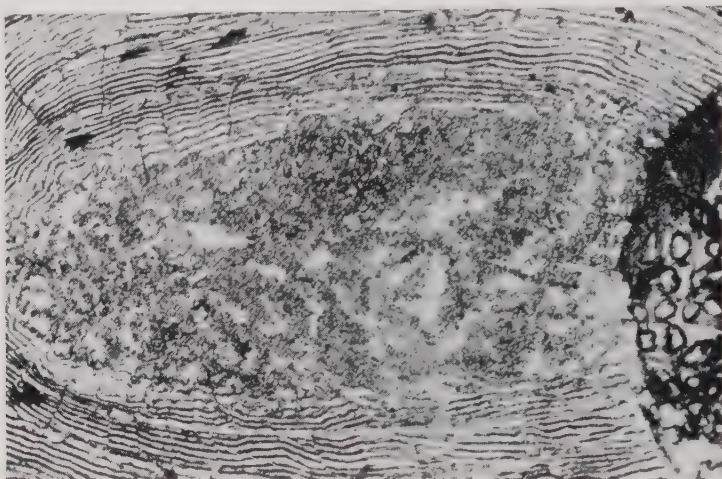


Abbildung 46

Primitivfeld eines Regenerates. Die Struktur ist körnig und die Form folgt etwa der des Schuppenrandes, Hexagonaltyp. Die Wirbelbildung ist schwach zu erkennen.

gelegt (siehe auch Abb. 46). Sehr wichtig ist, wie wir ebenfalls schon erwähnen konnten, die Anzahl und die Ausbildung der Radien. Sie sind es vor allem, die in ihrer Aus- bildung die Ersatzschuppe vor der im folgenden zu besprechenden Schuppe ohne Wachs- tumszentrum unterscheiden. Beim Regenerat liegen die Radien im Primitivfeld in der von Wunder erwähnten wabenartigen Kontur vor. Vom Primitivfeld verlaufen sie beim Regenerat gegenüber der normalen Schuppe vermehrt zum Oral- wie auch zum Caudalrand. Dabei bewirkt die Größenausdehnung des Primitivfeldes, daß die Radien mehr parallel zu einander verlaufen, als dies bei einem punktförmigen Wachstums- zentrum der Fall ist. Sie würden sich also bei ihrer gedachten Verlängerung nicht in einem angenommenen Wachstumszentrum innerhalb des Primitivfeldes schneiden (vgl. Abb. 47).

Was die Verbreitung der Regenerationsschuppen am Körper anbelangt, so stehen die hier vorliegenden Befunde im Einklang mit den Untersuchungen Wunders. Wie die Tabellen 9—14 für Teich- und Flußkarpfen der verschiedenen Altersklassen zeigen, liegen regenerierte Schuppen hauptsächlich am Schwanzende, an den Seiten und hier besonders im vorderen Körperviertel vor. Es sind dies Stellen, an denen sich, wie Wunder betont, der Karpfen am ehesten scheuert und beschädigt. Die Zahl der Regenerate bei den einzelnen Fischen vergleichend zu behandeln, läßt zwar ganz all- gemeine Gesichtspunkte erkennen, doch es darf bei einem solchen zahlenmäßigen Ver- gleich nicht vergessen werden, daß die Zahl regenerierter Schuppen vom Verhalten und Erleben des Fisches selbst in Abhängigkeit steht. Ganz allgemein jedoch liegt die Zahl der Ersatzschuppen bei den Teichkarpfen erheblich unter dem Wert, der sich bei den Flußkarpfen findet. Es ist dies aus der Biologie beider Fischtypen leicht abzuleiten. Auch scheint mit zunehmendem Alter die Zahl der Regenerate anzuwachsen, eine Tat- sache, die in direktem Zusammenhang mit der gesteigerten Möglichkeit von Beschädi-

gungen stehen mag. So haben wir unter den Teichfischen beim K_1 497 Schuppen an der linken Körperhälfte. Davon sind 10 Regenerate, also rund 2 %. Beim K_2 sind es 13 Regenerate unter 506 Schuppen einer Körperseite, also rund 2,5 %. Beim K_3 konnten bei 590 Schuppen einer Seite 67 Regenerate gefunden werden, das sind rund 11,4 %. Bei den Flußkarpfen läßt der K_1 von 565 Schuppen der linken Körperseite 12,4 %, also

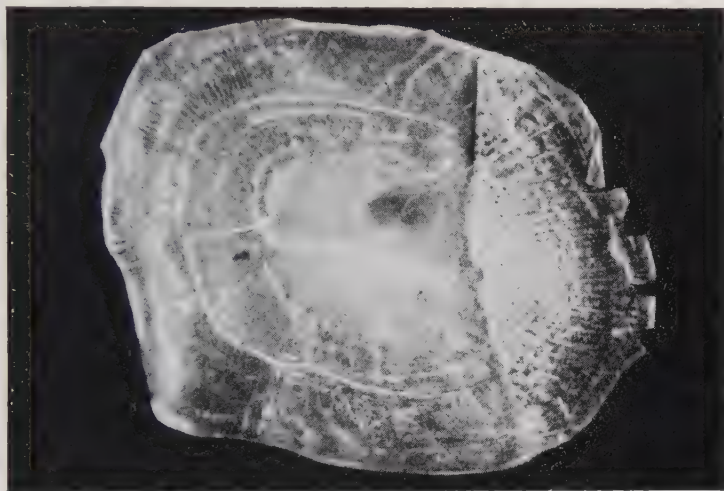


Abbildung 47

Regenerat einer Rhomboidschuppe. Die Radien im Primitivfeld zeigen ungeordneten, netzartigen Verlauf. Die Zahl der Außenradien ist vermehrt, sie sind gegenüber einer normalen Schuppe mehr parallel angeordnet. Schuppenlänge = 1,47 cm.

70 Regenerate erkennen. Beim K_2 finden wir 39 Regenerate unter 646 Schuppen, also 6 %. Beim K_3 konnten 84 Regenerate unter 563 Schuppen, also 15 % gefunden werden. Die relativ hohe Zahl der Ersatzschuppen des Fluß- K_1 springt aus der normalen ansteigenden Reihe heraus, doch mag dies ein Beispiel für das individuell verschiedene Auftreten von Beschädigungen der Haut sein. Die Bildung eines Regenerates kann, wie Wunder ausführt, bereits ihren Anfang nehmen, wenn eine „alte Schuppe verletzt oder beschädigt ist“. In diesem Falle wird unter ihr schon als Ersatz das Regenerat gebildet.

Nach den Untersuchungen von Wunder wie auch den Beobachtungen von Sauter, Nardi und Herrmann darf im wesentlichen angenommen werden, daß bei allen Knochenfischarten die Regeneration von Schuppen in ähnlicher Weise erfolgt. Daß daneben in neuerer Zeit in der Bestimmung von Regeneraten Unklarheiten aufgetreten sind, mag die kurze Zusammenfassung der einschlägigen Literatur und die eigenen Untersuchungen rechtfertigen.

2. Schuppen ohne Wachstumszonen

In der fünften Auflage von Nitsche-Hein-Röhler „Die Süßwasserfische Deutschlands“ (23) sind 1932 für die Bachforellen Schuppen dargestellt, deren innerer Bau ein Wachstumszentrum im üblichen Sinne vermissen läßt. Willer, der wie Schiemenz berichtet, die Vermittlung der Schuppenbilder übernommen hatte, bezeichnete diese Formen als die „gewöhnliche“ Schuppe einer Bachforelle, eben eine Kümmerform. Erstmalig für Cypriniden fand Schilde (31a) 1934 beim Blei *Abramis brama* L. eine größere Zahl von Schuppen, bei denen die oberste Hyalodentinschicht aufgelöst erschien und „krankhafte“ Durchlöcherungen aufgetreten waren. Er erklärte diese Schädigungen

als das Krankheitsbild einer Knochenweiche und erkannte außerdem einen Zusammenhang zwischen der Häufigkeit solcher Schuppen und dem schlechten Wachstum der Fische. 1938 konnte nun auch Schiemenz den Nachweis erbringen, daß Bachforellen aus einem vorzüglichen Forellenfluß nur ausnahmsweise überwiegend „gestörte“ Schuppen (wie er sie nannte) besaßen. Er schloß deshalb auch aus seinen Unter-

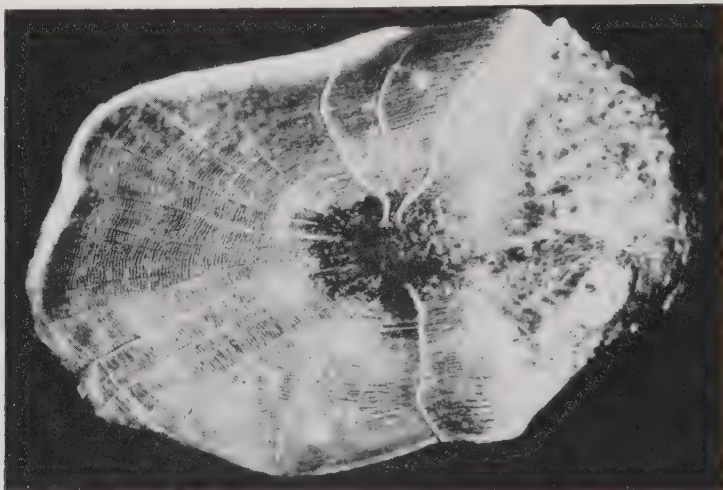


Abbildung 48

Schuppe ohne Wachstumszentrum im auffallenden Licht photographiert. Sichtbar ist der weiterhin normale Verlauf der Radien im Schuppenzentrum.

suchungen, daß die Ausbildung solcher Schuppen durch einen verkümmerten Abwachs des Fisches begünstigt wird. Auch Müller (21), der 1953 solche Schuppen bei der Meerforelle, *Salmo trutta* L., bei der Seeforelle, *Salmo trutta lacustris* L. und auch bei Bachforellen, *Salmo trutta fario* L. finden konnte, schließt sich im wesentlichen der Ansicht von Schiemenz an und folgert weiter, daß sich daraus die Möglichkeit eines Testes ergibt, der Rückschlüsse auf die Qualität eines Wohngewässers zulasse. Ferner konnte Müller feststellen, daß der Prozentsatz der „Schuppenmißbildungen“ in allen Körperregionen gleich sei und somit die Möglichkeit, die Schuppen als Regenerationsprodukte anzusprechen, weitgehend entfalle. Im inneren Bau solcher Schuppen liegt beim Karpfen tatsächlich eine Ausbildung vor, die sich so ohne weiteres nicht von derjenigen der Regenerate unterscheiden läßt. Diese Beobachtung veranlaßte wohl auch Müller, zunächst einmal diese Schuppenmißbildungen in ihrer Verteilung am Fischkörper zu untersuchen und auf Grund der Befunde von den Regeneraten zu trennen.

Vorher hatte schon Herrmann (11) 1940 bei seinen Schleienuntersuchungen eine Schuppe dargestellt, die er als ein Regenerat bezeichnete, das im Laufe der Zeit von außen nach innen Radien und Skleridien nachbildet.

Nachdem nun in der vorliegenden Untersuchung ähnliche Schuppen in relativ großer Zahl auch bei Karpfen gefunden wurden, darf beim Vergleich mit dieser Schuppe festgestellt werden, daß es sich wohl nicht um ein Regenerat handelt, sondern um eine Schuppe, wie sie im folgenden zu beschreiben ist.

Im Zentrum der Schuppe fand Müller bei Forellen ein „schollenartig“ aufgelöstes Bild, und er vermißt hier die gleichmäßige konzentrische Streifung. Auch bei Karpfen kommt man zu ähnlichen Befunden. Bei durchfallendem Licht zeigt das Wachstumszentrum solcher Schuppen eine hellere Tönung, was den Eindruck erweckt, als ob die Schuppe an dieser Stelle dünner und dadurch durchscheinender wäre. Auch Schilde

findet diese hellere Tönung an der erkrankten Stelle, wobei der Verlauf der Striae unterbrochen erscheint. Das dunkle Wachstumszentrum der Schuppen von Abbildung 48 und 49 ist nur eine Folge der Beleuchtungsweise. Zur besseren Darstellung der Radien wurden nämlich die Schuppen im auffallenden Licht über dunklem Grund photographiert. Nur so gelang es, den Verlauf der Radien im besten Kontrast darzustellen.

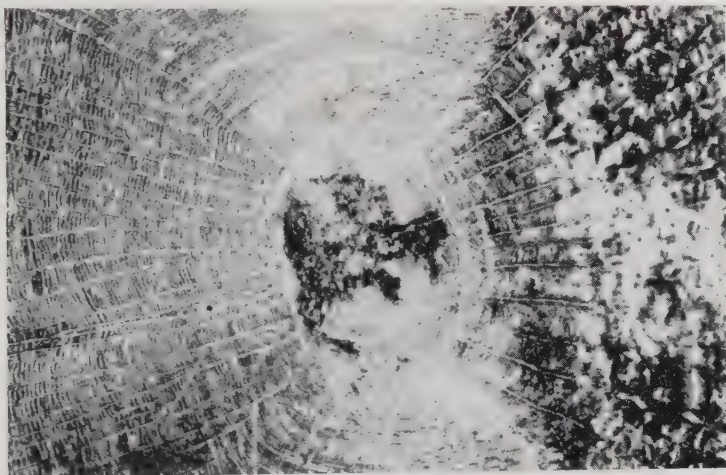


Abbildung 49

Stärkere Schädigung im Innern einer Schuppe ohne Wachstumszentrum. Der Radienverlauf ist hier unterbrochen.

Die Abbildung 48 zeigt den Verlauf von Radien im gestörten Feld. Sie setzen sich hier ohne Veränderung weiter fort in die Richtung zum Wachstumszentrum, und lediglich die Ausbildung der Skleridien fehlt. Dieses Bild scheint ein Ausdruck zu sein für eine relativ oberflächliche Störung. Bei stärkeren — wohl tiefer greifenden Schädigungen — kann darüber hinaus der Eindruck entstehen, als ob die Radien unterbrochen seien. Sie sind dann zumindest an diesen Stellen nicht sichtbar. Der Verlauf der Radien ist im übrigen ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal zwischen einer so gestörten Schuppe und einem Regenerat. Während die Radien bei der Ersatzschuppe mit zunehmender Größe des Primitivfeldes mehr und mehr parallel zueinander verlaufen, und außerdem ihre Zahl stark vermehrt erscheint, ändert sich bei solchen Störungen weder in der Zahl noch im ursprünglichen Verlauf der Radien etwas. Wie bei der normal ausgebildeten Schuppe werden sich die Radien direkt oder mit ihren gedachten Fortsetzungslinien in einem nahezu punktförmigen Wachstumszentrum schneiden. Ein weiterer charakterisierender Unterschied gegenüber der Ersatzschuppe ist durch den Umriß des gestörten Feldes im Vergleich mit der Form des Primitivfeldes gegeben. Das letztere folgt in seiner Gestalt etwa dem jeweiligen endgültigen Schuppenrand. Das Störungsfeld jedoch scheint in seiner Ausdehnung vor allem durch den Umfang der Schädigung bestimmt zu werden. Entsprechend ihrer Entstehung sind bei den untersuchten Karpfenschuppen die Störungsfelder nicht unbedingt an die Gegend des Wachstumszentrums gebunden. Wenngleich auch zahlenmäßig am häufigsten die Störung in der Gegend des Wachstumszentrums gelegen ist, so kann dieselbe grundsätzlich überall an der skleridentragenden Außenseite von Schuppen auftreten. Da diese Störungen außerdem besonders an den Schuppenrändern zusammen mit anderen Schädigungen auftreten, können Rückschlüsse auf mögliche Entstehungsursachen zumindest für den Fall der Karpfenschuppe gezogen werden. Wenn demnach Schiemenz und Müller Zusammenhänge zwischen der Häufigkeit solcher Mißbildungen und einem schlechten

Fischwachstum gefunden haben, so soll die hier zu gebende Erklärung dazu nicht in Widerspruch treten. Vielmehr war es bei dem vorliegenden Fischmaterial nicht möglich, den Wachstumszustand der Fische zu ermitteln, so daß diese Frage für den Karpfen noch offen bleiben muß.

Vergleichen wir die Struktur der Randschädigung auf den Abbildungen 50a und 50b mit dem Bild gestörter Wachstumszentren (vgl. Abb. 51), so fällt auf, daß die Ober-



Abbildung 50 a

Randschädigung mit fehlender Skleridienstruktur.

flächenstruktur den Eindruck der Einschmelzung von Schuppensubstanz erweckt. Als Ursache für die Randschädigungen der Schuppen auf Abbildung 50 mag entweder eine benachbarte Schuppe, eine Verletzung oder aber eine Art Gewebespannung angesehen werden, offenbar also eine mechanische Beeinflussung.

Die ungleichmäßige Verteilung dieser Schuppen am Körper der Karpfen spricht für eine mechanische Einwirkung. Für die Forellen konnte Müller (21) feststellen, daß eine weitgehend gleichmäßige Verteilung solcher Mißbildungen in den einzelnen Körperregionen vorliegt. Die Verhältnisse für die untersuchten Karpfen sind in den Tabellen 9—14 dargestellt. Für die Körperreihen sind hier außerdem die Nummern der Schuppen angegeben, welche den Fundort genauer bezeichnen sollen. Es ist aus den Tabellen zu ersehen, daß die größte Anzahl von Schuppen ohne typisches Wachstumszentrum — wie sie eigentlich richtiger benannt würden — vor allem an der Unterseite des Kopfes wie überhaupt entlang auf der Bauchseite gefunden werden. Hier in diesen Regionen finden sich sogar meist mehr Schuppen ohne Wachstumszentrum als in normaler Ausbildung. Die Verteilung solcher Schuppen auf den Körperseiten ist jedoch vor allem auf das vordere Körperdrittel und auf den Schwanzstiel beschränkt. Der besonders hohe Anteil dieser Schuppen an der Unterseite des Kopfes mag im Zusammenhang stehen mit der Ausbildung dieser stark formverschiedenen, kleinen und zarten Schuppen. Man erkennt jedoch aus diesen Befunden, daß solche Schuppendifekte sich an Stellen häufen, die schon von Wunder und auch bei dieser Untersuchung, als Orte stärkerer mechanischer Beanspruchung gekennzeichnet wurden. Auch die vergleichende Betrachtung des zahlenmäßig Anteils dieser Schuppen, bezogen auf die Schuppenzahl einer Körperseite bei Teich- und Flußkarpfen, läßt ähnliche Verhältnisse erkennen, wie sie schon vorher für die Ersatzschuppen angeführt wurden. Wie bei den Regeneraten liegen auch hier die Anteile solcher Schuppen bei den Teichkarpfen etwas niedriger als bei den Flußkarpfen. Zahlenmäßig erfahren sie mit zunehmendem Alter bei den

Tabelle 9

Normale und veränderte Schuppen
(Flußkarpfen K₁ Nr. 725)

Reihe	Ersatzschuppen		ohne Zentrum		mißgest.	fehlende	normale
	Nummern	Zahl	Nummern	Zahl	Schuppen	Schuppen	
					Nummern	Nummern	Schuppen
SL	4, 5, 8, 9, 15, 20, 23, 24	8	—	—	—	—	25
AO	4, 5, 28, 33, 37,	5	—	—	—	—	32
BO	6, 7, 8, 10	4	23	1	—	—	30
CO	31, 35	2	—	—	—	—	34
DO	4, 5, 6, 9, 21	5	14	1	—	—	34
EO	2, 3, 20, 21, 23	5	—	—	—	—	25
FO	5, 6, 7	3	—	—	—	—	32
AU	5, 6, 9, 18, 20--26	11	—	—	—	—	21
BU	4, 5, 24, 26, 32, 33	6	—	—	—	—	27
CU	4	1	—	—	—	—	25
DU	8	1	6	1	—	—	38
EU	2, 5, 10, 23, 30, 31	6	—	—	—	—	26
FU	8, 9, 11, 12, 14, 15	6	—	—	—	—	15
KR		2		34	—	—	21
BrR		2		27	—	—	16
BaR		3		15	—	—	21
		70		79			416

Gesamtschuppenzahl = 565

Neben den reinen Zahlenangaben über den Anteil regenerierter, stark mißgestalteter Schuppen sowie von Schuppen ohne Wachstumszentrum an der Gesamtzahl der Schuppen in den einzelnen Längsreihen ist durch Numerierung der betreffenden Schuppen auch ihr Fundort gekennzeichnet. Der Begriff „normale Schuppen“ umschließt hier alle Formen, die sich im Laufe ihres Wachstums „normal“ entwickelt haben.

Tabelle 10

Normale und veränderte Schuppen
(Flußkarpfen K₂ Nr. 728)

Reihe	Ersatzschuppen		ohne Zentrum		mißgest.	fehlende	normale
	Nummern	Zahl	Nummern	Zahl	Schuppen	Schuppen	
					Nummern	Nummern	Schuppen
SL	18—21	4	—	—	—	6, 29	30
AO	2	1	—	—	—	—	37
BO	5, 7, 23, 24, 25	5	—	—	—	3	30
CO	4, 6, 10	3	—	—	—	2	34
DO	—	—	—	—	—	—	40
EO	9	1	—	—	—	1, 2, 4, 5	42
FO	1, 2, 4, 5, 7, 12, 15, 38	8	—	—	—	—	33
AU	6, 8, 9, 13, 14, 17	6	—	—	—	—	33
BU	12, 13	2	—	—	—	—	42
CU	17	1	—	—	—	15	32
DU	8	1	—	—	—	—	42
EU	3, 4, 21, 22, 26	5	—	—	—	—	24
FU	8, 11	2	—	—	—	—	26
KR		—		34	—	—	21
BrR		—		39	—	—	12
BaR		—		33	—	—	14
		39		106		9	492

Gesamtschuppenzahl = 646

Tabelle 11

Normale und veränderte Schuppen
(Flußkarpfen K₃ Nr. 729)

Reihe	Ersatzschuppen Nummern	Zahl	ohne Zentrum Nummern	Zahl	mißgest. Schuppen Nummern	fehlende Schuppen Nummern	normale Schuppen
SL	18, 24, 27	3	—	—	—	32	35
AO	9, 10, 11, 12, 16, 17, 24, 25, 28, 29, 30—32	13	—	—	—	7	27
BO	11, 13, 14, 26—33, 35	12	—	—	—	36, 37	23
CO	14, 25, 28, 32, 33, 36—38	8	6, 13	2	16	—	27
DO	4, 13	2	1	1	17, 19, 28	2	34
EO	—	—	—	—	3, 16—18, 25	1, 2	18
FO	3, 30, 32, 33	4	—	—	19—23	—	24
AU	20, 27—29, 32, 36	6	4	1	—	30	29
BU	20, 22, 23, 33	4	—	—	3	12	29
CU	18—21, 25, 26, 28, 30, 31	9	2, 32	2	—	9	21
DU	19, 21—25, 33, 34, 35	9	—	—	—	9	25
EU	5, 11, 16, 19, 20, 22	6	—	—	—	—	20
FU	—	—	23, 24, 25	3	9, 10, 26	—	20
KR	—	—	—	15	—	—	29
BrR	7	7	—	8	—	—	27
BaR	1	1	—	12	—	—	17

Gesamtschuppenzahl = 563

Tabelle 12

Normale und veränderte Schuppen
(Teichkarpfen K₃ Nr. 201)

Reihe	Ersatzschuppen Nummern	Zahl	ohne Zentrum Nummern	Zahl	mißgest. Schuppen Nummern	fehlende Schuppen Nummern	normale Schuppen
SL	—	—	—	—	—	—	38
AO	1—4, 7, 9—13, 22, 33—35	14	17—19	—	—	—	20
BO	7—10, 12, 13, 19, 21, 37	9	1—4	4	—	—	26
CO	10, 11, 16, 23	4	3—5, 8, 26, 30, 42, 43	8	—	24	30
DO	21, 22	2	5, 39, 40	3	—	—	37
EO	17, 18, 22	3	2—8, 38	8	—	—	28
FO	—	—	2, 5	2	—	—	22
AU	13, 22	2	2, 3	2	—	—	35
BU	5, 7, 8, 12, 17, 18	6	3, 30, 32	3	—	—	29
CU	1—3, 6—9, 12, 25, 30	10	5	1	—	—	24
DU	2, 3	2	9, 11, 12	3	—	—	31
EU	3, 12, 14, 29	4	4, 7	2	—	—	23
FU	10, 16—18	4	—	—	—	—	21
KR	—	—	—	20	—	—	51
BrR	4	4	—	15	—	—	19
BaR	3	3	—	—	—	—	14

Gesamtschuppenzahl = 590

Tabelle 13
Normale und veränderte Schuppen
 (Teichkarpfen K₂ Nr. 202)

Reihe	Ersatzschuppen		ohne Zentrum		mißgest. Schuppen Nummern	fehlende Schuppen normale	
	Nummern	Zahl	Nummern	Zahl		Nummern	Schuppen
SL	—	—	—	—	—	—	37
AO	—	—	—	—	—	1—4	34
BO	13	1	—	—	—	2	36
CO	6, 11, 21, 22	4	36	1	—	1, 4	36
DO	11	1	—	—	—	—	40
EO	11	1	—	—	—	—	25
FO	8	1	—	—	—	—	17
AU	6	1	—	—	—	2	33
BU	4	1	—	—	—	1	33
CU	—	—	—	—	—	1	34
DU	—	—	—	—	—	—	33
EU	—	—	—	—	—	—	22
FU	10, 11, 12	3	—	—	—	—	18
KR	—	—	—	40	—	—	7
BrR	—	—	—	13	—	—	13
BaR	—	—	—	6	—	—	5
Gesamtschuppenzahl = 506		13	59		10		423

Tabelle 14
Normale und veränderte Schuppen
 (Teichkarpfen K₁ Nr. 203)

Reihe	Ersatzschuppen		ohne Zentrum		mißgest. Schuppen Nummern	fehlende Schuppen normale	
	Nummern	Zahl	Nummern	Zahl		Nummern	Schuppen
SL	—	—	—	—	—	—	35
AO	8	1	—	—	—	—	37
BO	4	1	—	—	—	—	35
CO	1	1	—	—	—	—	40
DO	1, 9, 12, 20, 21	5	—	—	—	—	32
EO	—	—	—	—	—	—	23
FO	—	—	—	—	—	—	24
AU	—	—	—	—	—	—	35
BU	2	1	—	—	—	—	34
CU	—	—	—	—	—	—	40
DU	3	1	—	—	—	—	22
EU	—	—	—	—	—	—	26
FU	—	—	—	—	—	—	25
KR	—	—	—	21	—	—	19
BrR	—	—	—	17	—	—	9
BaR	—	—	—	6	—	—	7
Gesamtschuppenzahl = 497		10	44				443

Teichkarpfen einen langsamen Anstieg von 8,8 % beim K_1 , über 11,6 % beim K_2 , zu 11,5 % beim K_3 . Bei den Flußkarpfen jedoch finden wir beim K_1 14 %, beim K_2 16,4 % und beim K_3 interessanterweise nur 12,8 %. Wenngleich diese Werte auf einem geringen Material aufgebaut sind, soll dennoch der Versuch unternommen werden, besonders die letzte Abweichung von der mechanischen Seite her zu erklären. Dazu können wir fest-

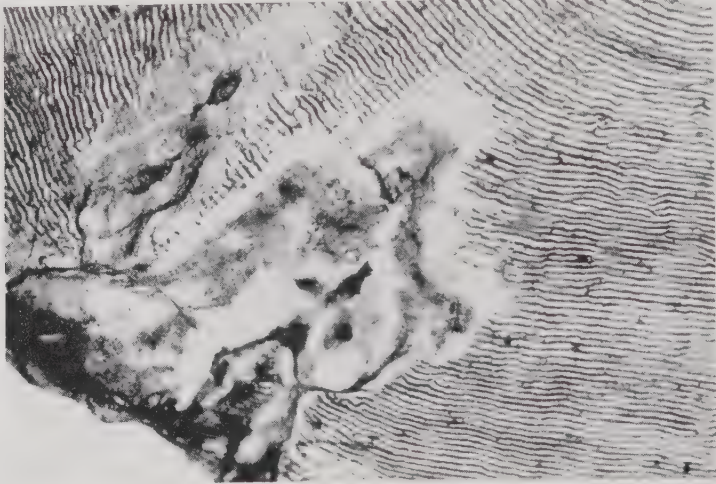


Abbildung 50 b

Randschädigung mit deutlich erkennbarer Einschmelzung

stellen, daß solche mechanischen Einwirkungen sicherlich bei jedem Fisch verschieden geartet sind und den einen mehr, den anderen weniger schädigen. Doch ebensogut können auch noch anderen Faktoren bei der Ausbildung dieser Schuppen ihre Einflüsse geltend machen, wie z. B. eine umweltbedingte Verschlechterung des Fischwachstums oder aber, wie Schilde etwas spezifischer vermuten konnte, eine Störung der Calcium-Phosphorbilanz. Den Anteil der Faktoren festzulegen, die letztlich die Ausbildung dieser Schuppen herbeiführen, dürfte exakt nur durch das Experiment möglich sein.

Zum Vergleich der Schuppenbilder jedoch wurden Karpfenschuppen mazeriert und gespalten in der Weise, wie es von Petrov—Petruschewsky (26) vorgeschlagen wurde. Hierdurch war es möglich, Schuppendifekte zu erzeugen, die den gefundenen in vielem entsprachen. Bei starker Beschädigung, wie sie durch die Spaltung der Schuppen und das Abziehen der obersten Platten herbeigeführt werden konnte, ist zwar das innere Feld heller und glatt, doch damit sind auch die meisten Radialen verschwunden. Als Struktur dieses Feldes ist lediglich der Verlauf der Fibrillen zu erkennen. Dabei erscheinen aus der Lamelle einzeln absteigende Fibrillen im Bilde als dunkle Fasern (siehe Abb. 52). Bei schwacher Beschädigung durch Reiben mit der Pinzette an der Schuppenoberfläche nach vorhergegangener Mazeration jedoch kommt das erhaltene Bild dem der Schuppen ohne Wachstumszentrum am nächsten. Der Verlauf der Skleridien wird dadurch gestört oder unterbrochen, der Radialverlauf aber bleibt auf Grund der oberflächlichen Wirkung in seiner ursprünglichen Ausbildung erhalten (siehe Abb. 53).

Wenn man sich eine solche mechanische Einwirkung im Dauerzustand — beispielsweise als ständige Reibung — vorstellt, so vermag man daraus zu schließen, daß selbst bei nicht mazerierten Schuppen ein Abscheuern bestimmter apikaler Schuppenteile erfolgen kann und hier besonders dann, wenn eine Schwächung der oberen Hyalo-

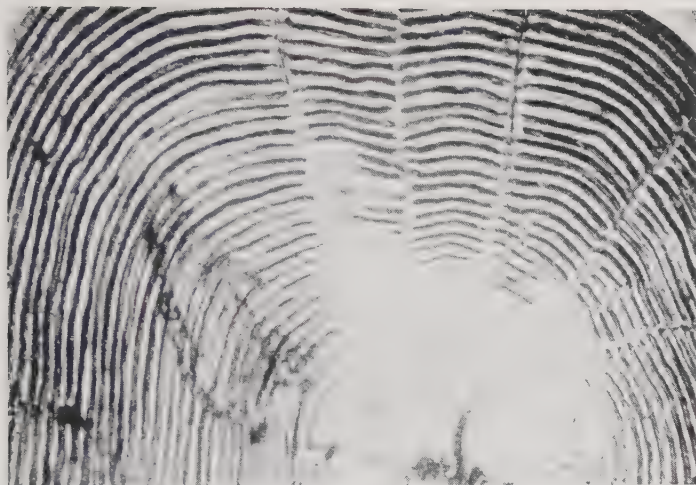


Abbildung 51

Schädigung im Innern einer Schuppe ohne Wachstumszentrum. Bei fehlenden Skleridien laufen die Radien weiter. (Aufnahme im durchscheinenden Licht.)

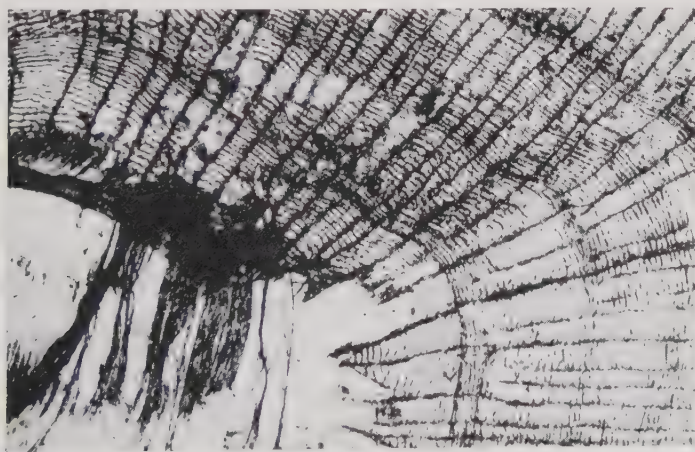


Abbildung 52

Ausschnittvergrößerung einer gespaltenen Karpfenschuppe. Sichtbar ist die durchscheinende, heller getönte, strukturlöse Mitte mit dunklen Fibrillen, dem Rande zu die normale Anlage von Skleridien

dentinschicht vorliegt. So findet Schilde beim Blei ähnliche Bilder, wie sie auch hier beim Karpfen gefunden wurden. Er konnte außerdem alle Übergänge herausstellen von einer einfachen Auflösung der obersten Hyalodentinschicht bis zum letzten Stadium der Erkrankung, einer Lochbildung in der Schuppe. Nachdem er keinen Beweis dafür erbringen konnte, daß eine Parasitenerkrankung vorliegt, ferner auch die Einwirkung saueren Wassers als Entstehungsursache für diese Erkrankung ausschaltet, ging seine Vermutung dahin, als Ursache eine Art Osteomalazie (Knochenweiche), „die Rachitis des

ausgewachsenen Skeletts“, anzunehmen (Lintzel [19] zitiert nach Schilde). Bei dieser Erkrankung ist eine negative Calciumbilanz vorhanden, eine Auflösung des schon gebildeten Knochens geht vor sich. Calcium und Phosphor gehen in Lösung und werden ausgeschieden. Die Osteomalazie entsteht also bei einem Überschuß von Phosphor und einem Fehlen von Vitamin D (Schild e [31a]). In Übereinstimmung mit Schiemenz

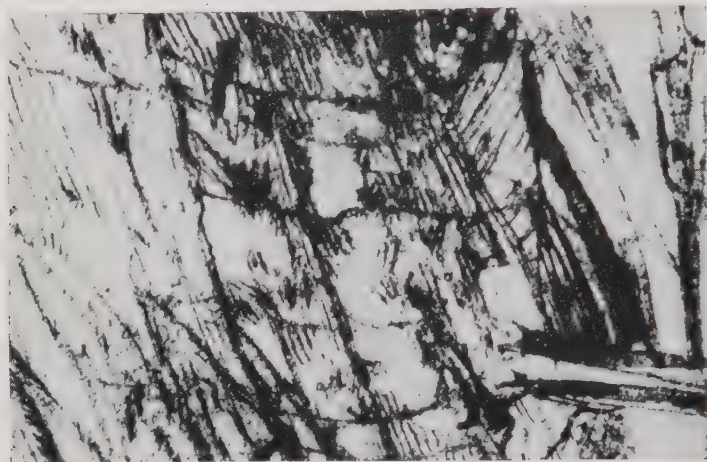


Abbildung 53

Ausschnitt aus einer im Versuch abgescheuerten Karpfenschuppe. Die hellen, durchscheinenden und mehr oder weniger skleridienfreien Stellen lassen eine Ähnlichkeit mit dem Bild der Schuppen ohne Wachstumszentrum erkennen.

und Müller konnte auch Schilde einen Zusammenhang finden zwischen dem Auftreten solcher Schuppen und schlechten Ernährungsverhältnissen. Er gibt jedoch bei seinen Untersuchungen nicht an, wo und in welcher Zahl er diese Schuppen am Körper finden konnte.

Nach dem Erscheinungsbild dieser Erkrankung einerseits wie auch nach den für die Karpfen vorliegenden Tatsachen andererseits läßt sich hier die Entstehung der Schuppen ohne Wachstumszentrum folgendermaßen deuten: Als Vorbedingung darf eine negative Calciumbilanz angenommen werden. Nach der beim Karpfen vorliegenden, bereits besprochenen Verbreitung solcher Schuppen kann jedoch geschlossen werden, daß die krankhaften physiologischen Verhältnisse einer Osteomalazie allein nicht genügen, solche Schädigungen auszubilden. Erst die Einwirkung einer Reibung, eines Abscheuerns löst offenbar auf der Schuppe die Bildung solcher Defekte aus. Dabei mag die Ausdehnung des erkrankten Bereiches und seine Lage auf der Schuppe einmal vom Grad der Erkrankung, zum andern aber von der Ausdehnung und der Stärke der mechanischen Einwirkung abhängig sein. Die so entstehenden Schädigungen besitzen an der Schuppenoberfläche den Charakter von Einschnmelzungen. Sie lassen ferner hinsichtlich ihrer mechanischen Entstehungsursache Ähnlichkeit mit den von Petrov—Petruschewsky beschriebenen und durch eigene Experimente erhaltenen Defekten erkennen, welche durch ihre glatte Oberfläche den Eindruck eines schematischen Bildes erwecken. Das häufige Auftreten dieser Erkrankung am Wachstumszentrum als dem Gipfelpunkt der Schuppenpyramide wie auch oft bei den gleichen Schuppen am Oralrand dürfte auch von der Schuppe ausgehend die Wirkung reibender Faktoren beweisen (siehe Abb. 54). Das Wachstumszentrum und die Ränder sind ja die Stellen, an welchen die Schuppe stärkerer mechanischer Beanspruchung ausgesetzt ist. Demnach sind auch Zusammenhänge gegeben zwischen den Schädigungen am Wachstumszentrum und den im folgenden Kapitel behandelten reinen Oralrandschäden.

Wenn wir nun abschließend noch einmal das wesentliche für diese Schuppen Festgestellte zusammenfassen, so finden Schiemenz, Schilde und Müller übereinstimmend eine Zunahme von Mißbildungen, gestörten Schuppen oder Schuppen-erkrankungen bei schlechtem Wachstum, schlechter Ernährung der Fische. Die Ausbildung solcher Schuppen erscheint unter der Berücksichtigung der verschiedenen

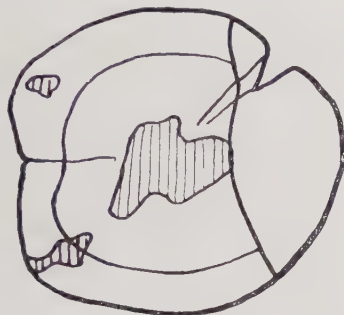


Abbildung 54

Schema einer Schuppenschädigung im Oralfeld und im Wachstumszentrum. Dargestellt ist eine Schuppe aus der 4. Reihe oberhalb der Seitenlinie von einem Flußkarpfen. Schuppenlänge = 1,4 cm.

Schuppen von Salmoniden und Cypriniden weitgehend einander ähnlich. In allen Fällen tritt ein Verlust der Skleridien ein. Auch die experimentell erzeugte Störung im inneren Bau von Schuppen läßt gewisse Gleichartigkeiten (hellere Tönung, Verlust der Skleridien) mit den unter natürlichen Bedingungen entstandenen erkennen und erklärt somit die Mechanik der Schädigung.

Davon ausgehend mag in Erwägung gezogen werden, ob es sich bei allen diesen Ausbildungen nicht um weitgehend ähnlich entstandene Störungen handelt. Der exakte Beweis für diese Vermutung wäre allerdings erst durch vergleichende Experimente zu erbringen.

3. Pathogene Typen

Bisher wurden Schuppen besprochen, deren innerer Bau vor allem abnorm gestaltet war. Sowohl Regenerate wie auch Schuppen ohne Wachstumszentrum sind im allgemeinen hinsichtlich ihrer äußeren Form nicht abnorm ausgebildet. Die hierher gehörenden Schuppen zeigen jedoch Mißbildungen in ihrer äußeren Form, allein oder aber verbunden mit Störungen in ihrem inneren Bau. Um in die Mannigfaltigkeit der Formen und Ausbildungen eine gewisse Ordnung zu bringen, seien folgende Formtypen unterschieden:

1. Randschädigungen,
 - a) Schädigungen durch seitlichen Druck benachbarter Schuppen,
 - b) Einschmelzungen in Randbezirken,
 - c) Schädigungen infolge extremer Überdeckung durch andere Schuppen,
2. abnorme Regeneration,
3. Doppelbildung und Verwachsung zweier Schuppen.

Die Abbildungen 55 bis 58 zeigen Formen, bei denen deutlich durch seitlichen Druck benachbarter Schuppen eine Störung in der Gestalt aufgetreten ist. Es finden sich deshalb meist tiefe Einschnitte an einem Lateralrand, an beiden Lateralrändern oder aber an einem Lateralrand und am Oralrand. In allen diesen Fällen ist diese Störung nicht ursprünglich, wie die jeweils eingezeichnete Kontrollskleridie erkennen läßt. So weit also die Schuppenbilder zeigen, werden die Schuppen ursprünglich normal angelegt

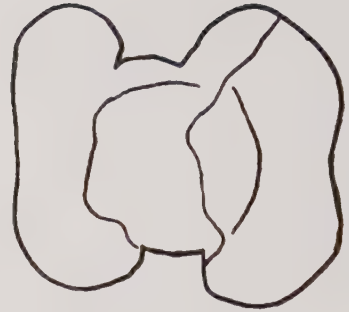
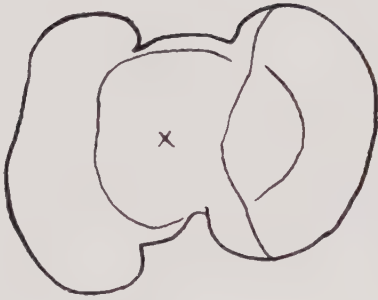


Abbildung 55 (oben links)

Lateralrandschädigungen durch seitlichen Druck benachbarter Schuppen bei einer Flußkarpfenschuppe aus der 3. Reihe oberhalb der Seitenlinie. Erläuterungen im Text. Schuppenlänge = 1,57 cm.

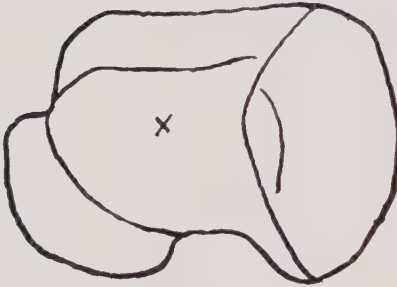


Abbildung 56 (oben rechts)

Randschädigungen durch seitlichen Druck benachbarter Schuppen. Regenerat aus der 4. Reihe oberhalb der Seitenlinie von einem Flußkarpfen. Schuppenlänge = 1,23 cm.

Abbildung 57

Randschädigungen einer oral-dorsalen Ecke und im ventralen Lateralfeld einer Schuppe aus der 5. Reihe oberhalb der Seitenlinie (Flußkarpfen). Schuppenlänge = 1,33 cm.

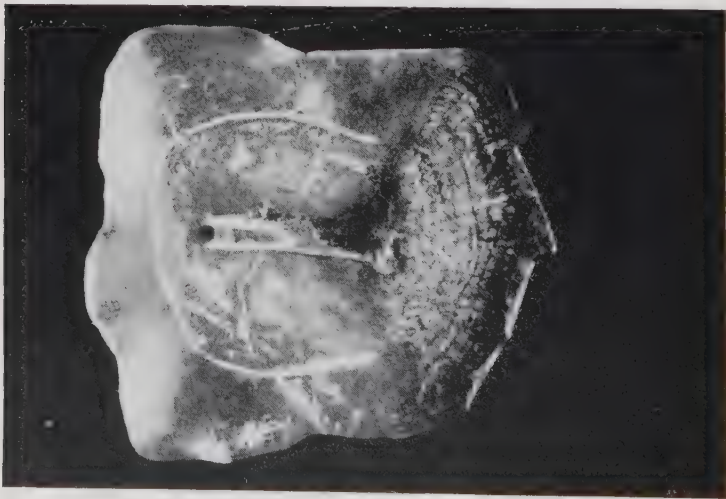


Abbildung 58

Bild einer schlitzförmigen Randschädigung durch seitlichen Druck benachbarter Schuppen an einem Regenerat aus der Seitenlinie eines Flußkarpfens. Schuppenlänge = 1,5 cm.

und erst im Verlaufe ihres Wachstums werden Störungen ausgebildet, deren Ursache in verbreiterten Nachbarschuppen zu finden ist. So ist auf Abb. 55 eine ursprüngliche Flußkarpfenschuppe aus der dritten Reihe oberhalb der Seitenlinie dargestellt. Ursprünglich hätte dieselbe sowohl nach ihrer Lage am Körper wie auch nach dem Umriß der Skleridie zu einer normalen Schuppe werden können. Es wurden jedoch die Nachbar-

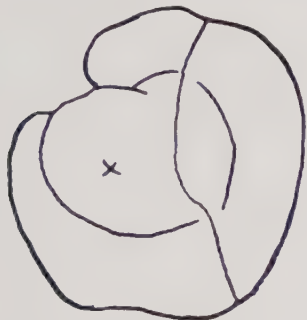


Abbildung 59

Randschädigung einer oral-dorsalen Ecke einer nicht regenerierten Flußkarpfenschuppe aus der 4. Reihe oberhalb der Seitenlinie. Schuppenlänge = 1,33 cm.

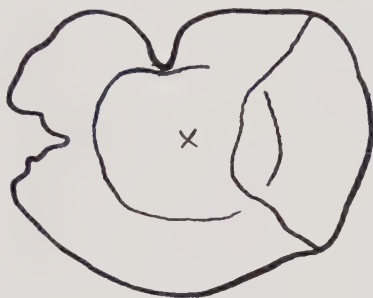


Abbildung 60

Einschmelzung des Oralrandes und Lateralrandschädigung durch benachbarte Schuppen bei einer Form aus der 5. Reihe oberhalb der Seitenlinie (Flußkarpfen). Schuppenlänge = 1,3 cm.

schuppen, sowohl die der vierten Reihe wie auch die der zweiten Reihe oberhalb der Seitenlinie, verbreitert ausgebildet, so daß deren Ränder das Wachstum dieser mittleren Schuppe an den Lateralfeldern stark gehemmt haben. Die Folge dieser Hemmung sind nun diese Einschnitte, die in ähnlicher Weise auch bei anderen Schuppen gefunden werden (siehe Abb. 56 und 57). Diese Schädigung braucht jedoch nicht so breit ausgebildet sein, sondern es ist in wenigen Fällen auch ein schlietzartiger Einschnitt möglich, wie es die Abb. 58 erkennen läßt. Darüber hinaus kann eine solche Störung an der oral-dorsalen Ecke allein oder mit einer anderen Schädigung verbunden ausgebildet sein (siehe Abb. 59 und 57).

Wie auf dem Schema Abb. 60 sichtbar ist, kann auch neben einer solchen Lateralrandschädigung durch Schuppen gleichzeitig eine Schädigung des Oralrandes auftreten. Die Ähnlichkeit aber dieser Einschnitte mit den Randschäden der bei den Schuppen ohne Wachstumszentrum besprochenen Typen erlaubt es, zwischen beiden Ursachen eine gewisse Gleichartigkeit festzustellen. In allen Fällen nämlich findet sich an den Einkerbungen des Oralrandes eine mehr oder weniger stark ausgebildete Zone, eine Art Einschmelzung, die immer vorhanden ist. Lediglich ist sie bei den hier zu besprechenden Schuppen viel kürzer und viel kleiner ausgedehnt als bei den Schuppen ohne Wachstumszentrum. Es sind diese starken Einkerbungen ohne nennenswerte Verschmelzung vielleicht als Lochbildungen aufzufassen, ähnlich wie sie Schilde beim Blei hat finden können. Bei diesen Karpfenschuppen jedoch haben wir es nur mit einer Randschädigung, nicht aber mit einem Verlust des Wachstumszentrums zu tun. Trotzdem ist auch hier möglich, nach entsprechender Schuppenschwächung eine mechanische Beanspruchung durch das Bindegewebe anzunehmen, also ganz ähnliche Bildungursachen, wie sie schon bei den Schuppen ohne Wachstumszentrum aufgeführt wurden.

Die auf Abb. 61 und 62 dargestellten Schuppen sind Ellipsenformen aus der sechsten Reihe oberhalb der Seitenlinie. Deutlich sichtbar sind hier die ausgefranzten Ventralränder. Wenngleich auch hier eine Einschmelzung von Schuppensubstanz nicht in Abrede gestellt werden soll, so erscheinen diese Schuppen doch nach dem Bild ihrer Ränder eher als Kümmerformen, deren Entstehung unter dem Einfluß der starken Überdeckung durch andere Schuppen steht. Zwar zeigen beide einen kleinen, aber doch

vorhandenen unbedeckten Teil, doch nach ihrer Lage am Körper stecken sie mit dem Ventralfeld besonders tief im Cutisgewebe. Ihre Ausbildung deutet außerdem sehr stark auf die Formen der Abb. 63 und 64 hin, bei denen der unbedeckte Teil der Schuppe fehlt. Letztere stellen scheinbar Endprodukte von Kümmerformen dar; denn sie wurden jeweils unter normal ausgebildeten Schuppen liegend aufgefunden, kein Zweifel also,



Abbildung 61

Kümmerform einer Schuppe aus der 6. Reihe oberhalb der Seitenlinie (Flußkarpfen), bei der der Ventralrand eingeschmolzen ist. Erläuterungen im Text.
Schuppenlänge = 1,13 cm.



Abbildung 62

Ventralrandschädigung einer Flußkarpfenschuppe aus der 6. Reihe oberhalb der Seitenlinie. Schuppenlänge = 1,0 cm.



Abbildung 63

Kümmerform einer Schuppe aus der 4. Reihe oberhalb der Seitenlinie vom Flußkarpfen. Die Ausbildung fand offenbar auf Grund von starker Überdeckung statt. Schuppenlänge = 0,83 cm.



Abbildung 64

Kümmerform einer Flußkarpfenschuppe aus der 3. Reihe oberhalb der Seitenlinie, offenbar ebenfalls durch starke Überdeckung gebildet. Schuppenlänge = 0,8 cm. Über dieser Form liegende Schuppen weisen eine Länge von etwa 1,4 cm auf.

daß es sich hier um verkümmerte Schuppen handelt. Interessant ist in diesem Zusammenhang, daß es offensichtlich Fälle gibt, bei denen auf Grund einer noch unbekannten Ursache eine tiefer liegende Schuppe als Kümmerform überhaupt zur Bildung angeregt wird, waren doch die darüber liegenden Schuppen keine Regenerate und eine mechanische Störung scheint demnach zu entfallen. In ihrer Größe, jedoch vor allem in ihrer Form, erscheinen sie gegenüber den darüberliegenden normalen stark gehemmt und verkümmert. Diese Ausbildungsweise scheint sich leichter erklären zu lassen als die Ursache, die zu dieser Bildung führte. Man kann sich vorstellen, daß zu tief in der Haut liegende Schuppen, die zu allem noch von normal ausgebildeten Schuppen beinahe oder gar vollständig überdeckt sind, auf Grund schlechter Nährstoffversorgung zur Kümmerform heranwachsen. Doch es soll davon im folgenden noch ausführlicher die Rede sein.

Daß auch ein Regenerat abnorm sich entwickeln kann, zeigen die Abb. 65a und 65b. In diesem Falle wurden zwei Regenerate angelegt. Das eine an der normalen, richtigen Stelle, das andere etwas oberhalb und damit außerhalb der Reihe. Das Hauptregenerat,

wie man es bezeichnen kann, entwickelte sich nunmehr normal; das Nebenregenerat ist nur sehr klein gewachsen. Mit dem Beginn des langsamen regulären Wachstums beim Hauptregenerat trafen beide Schuppen aneinander und das kleinere wurde angenommen und in das Hauptregenerat eingebaut. Dies ist auf den Abbildungen im Verlauf der Striae beider Regenerate deutlich zu erkennen. Dieser Fall scheint zu zeigen, daß die in

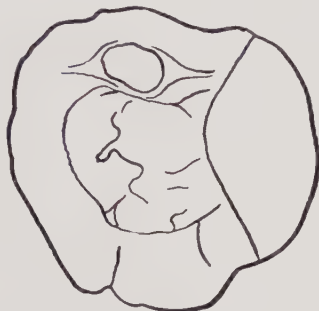


Abbildung 65 a

Schematische Darstellung einer normal verlaufenen Regeneration mit Einwachsen eines kleinen Regenerates (Flußkarpfen, 2. Reihe unterhalb der Seitenlinie). Schuppenlänge = 1,5 cm.

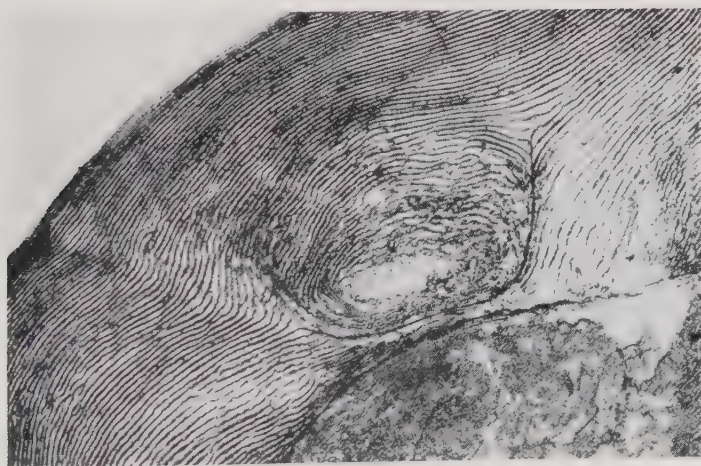


Abbildung 65 b

Bild des kleinen, eingewachsenen Regenerates. Vergleiche Schema 65 a.

einer Reihe richtig platzierte Schuppe hinsichtlich ihrer Wachstumsgeschwindigkeit vor danebenliegenden Schuppen wie auch — siehe Kümmerformen — darunterliegenden im Vorzug ist. In diesem Zusammenhange ist vielleicht auch kurz auf die vom Wunder und Schimke (54) bei Spiegelkarpfen gefundene und beschriebene „aufliegende Schuppe“ hinzuweisen. Auch sie ist von ihrem normalen Sitz im Corium abgedrängt, und es scheint wahrscheinlich, die Schlechtwüchsigkeit aller dieser Schuppen auf schlechte Nährstoffversorgung zurückzuführen. Andersartig gegenüber dieser wirkt die auf den Abbildungen 66 a und 66 b gezeigte verwachsene Schuppe. Es wäre hier verfehlt, eine Spiegelbildung im Sinne Rüngers (27) annehmen zu wollen. Derselbe bildet für die Rotfeder eine Schuppe ab, die nämlich, wie es scheint, als einfache Schuppe angelegt ist, die sich aber im Laufe des Wachstums in die Breite streckt. Dabei erscheint es so, als ob das Wachstumszentrum eine in dorsal-ventraler Richtung gestreckte Ausdehnung besäße.

Hier bei diesen Karpfenschuppen sind lediglich die beiden einander zugekehrten Caudalränder miteinander verwachsen, die Lateralränder überlappen sich jedoch und liegen in zwei verschiedenen Ebenen. Die Bildung dieser Form ging anscheinend von der Ersatzschuppe aus. Nach dem Verlust der ursprünglichen Schuppe bildete sich eine Ersatzschuppe. Dieselbe wurde jedoch offenbar etwas in oraler Richtung verschoben an

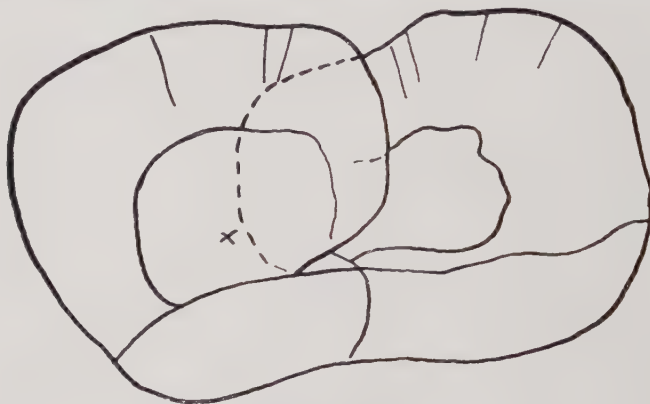


Abbildung 66 a

Schema zweier verwachsener Schuppen eines Teichkarpfens aus der 2. und 3. Reihe oberhalb der Seitenlinie. Länge der ursprünglichen Schuppe = 1,67 cm.



Abbildung 66 b

Bild der im vorhergehenden Schema dargestellten verwachsenen Schuppen.

Fisch angelegt, so daß das Wachstumszentrum wie auch das Primitivfeld beider Schuppen direkt übereinander lagen. Nachdem das Primitivfeld ausgebildet war, hätten sich die Schuppen mit den Lateralrändern berühren können. Das Regenerat jedoch lag etwas tiefer in der Haut, in einer anderen Ebene also, so daß die Ränder übereinander gewachsen sind. Lediglich die nach außen stehenden Caudalfelder kamen in die gleiche Ebene zu liegen, berührten sich und sind dann zusammengewachsen.

Nach dem Bild dieser Schuppe darf man annehmen, daß es sich um eine Störung handelt ähnlich der, die H a s e 1912 beschrieben hat. Auch er konnte beim Flußbarsch zwei getrennte Zentralfelder finden, die jedoch eng benachbart waren. Diese beiden Schuppen sind — wie H a s e weiter meint — deshalb miteinander verschmolzen, weil sie zu eng nebeneinander lagen und die Skleroblastenhaufen sich vereinigten. Die

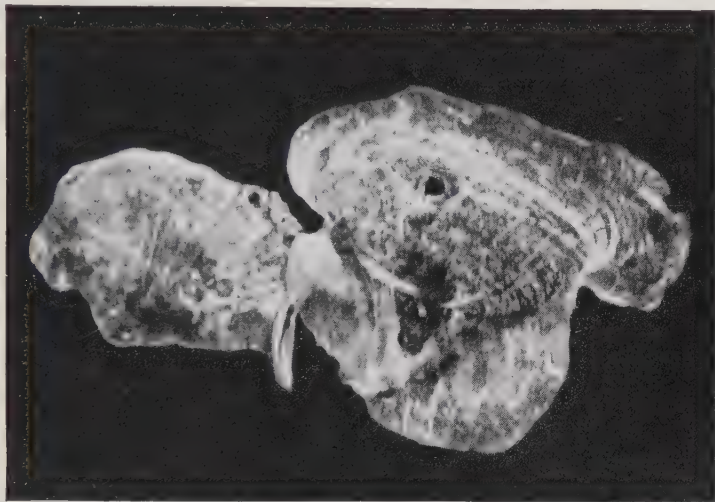


Abbildung 67

Schuppe vom Wundrand eines Bauchwassersuchtgeschwürs mit starken Störungen.
Größte Schuppenlänge = 1,07 cm.

abgeschiedene Grundsubstanz „fließt ineinander und verkittet gleichsam beide Gebilde“. So sind auch diese Schuppen nur am Hinterrand verwachsen. Er stellt dazu weiter fest: „Wir sehen, daß wohl zwei Schuppen verschmelzen können, aber daß der Gesamttypus hierdurch noch nicht verändert wird. Auch die Bildung der Radialfurchen geht genau in derselben Weise vor sich wie bei nicht verschmolzenen Schuppen.“ Diese Ansicht H a s e s kann auch für diese „Spiegelbildung“ beim Karpfen die zutreffende Erklärung sein. Wir haben es jedenfalls bei dieser Schuppenform nicht mit einer Störung des Gesamttypus der Schuppe zu tun, eine Tatsache, welche die Schuppen R ü n g e r s von diesen gefundenen pathogenen Typen unterscheidet.

Bei der Besprechung pathogener Schuppentypen dürfen Schuppen von Hautgeschwüren und Wundrändern nicht fehlen. Solche Schuppen standen von Fischen aus jugoslawischen Teichwirtschaften ebenfalls zur Verfügung. Hierbei handelt es sich um Formen, die aus der unmittelbaren Umgebung von Bauchwassersuchtgeschwüren entnommen wurden. Aus den Bildern dieser Schuppen erkennt man, daß das Bauchwassersuchtgeschwür seinen Einfluß auch auf die Schuppenausbildung ausdehnen kann.

So zeigt Abb. 67 zwei zusammengeklebte Schuppen, deren Oralränder an das Geschwür angrenzten. Ähnlich wie auch bei den Randstörungen — jedoch gegenüber diesen wesentlich verstärkt — sind auch hier die Ränder eingeschmolzen. Wie mir Herr Prof. Dr. Wunder hierzu mitteilen konnte, waren die Schuppen an den Geschwüren im frischen Zustand aufgequollen, und man könnte sich vorstellen, daß diese Quellung die Schuppen besonders an ihren Rändern erweicht und somit eine solche Veränderung ursächlich bedingt. Auf Abbildung 68 ist eine Schuppe aus der Gegend eines vernarbten Geschwüres dargestellt. Es liegt hier eine Randschädigung im Ventralfeld vor. Mit dem Abheilen der Wunde und der Narbenbildung ist eine Teilregeneration der geschädigten Schuppe eingetreten. Dies ist deutlich zu erkennen am andersartigen Verlauf der

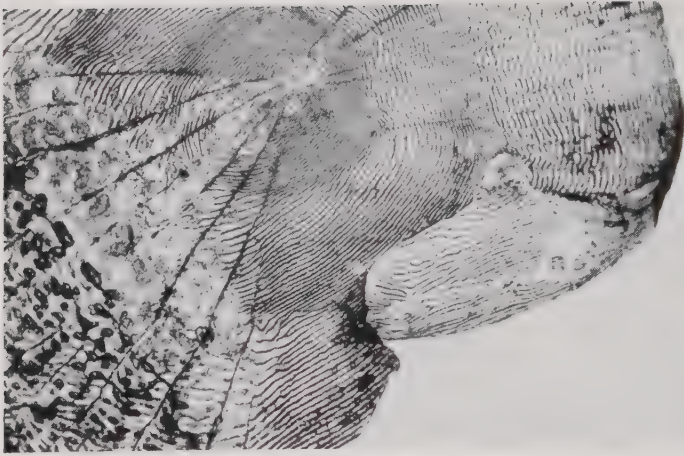


Abbildung 68

Bild einer Teilregeneration einer Schuppe nach Abheilen eines Bauchwassersuchtwesens.



Abbildung 69

Ausschnitt aus dem Schuppenbild eines Karpfens, der im Verlauf der letzten Sommerwachstumsperiode an schwerer Bauchwassersucht gelitten hat. Die peripheren Skleridienabstände sind deutlich verringert.

Skleridien wie auch an deren vergrößerten Abständen untereinander im regenerierten Schuppenteil.

Im Zusammenhang damit ist die Frage zu klären, inwieweit eine Erkrankung wie die Bauchwassersucht sich auch auf dem Bild einer normalen Schuppe auswirkt. Dies soll die Schuppe Abb. 69 zeigen. Obwohl Sommerwachstum gegen den Rand der Schuppe hin vorliegen sollte (Fangdatum des Fisches: Anfang Oktober), ist hier deutlich eine Verengung der Skleridienabstände eingetreten, ein Befund, der beweisen könnte, daß in der Folge der Erkrankung eine Schlechtwüchsigkeit des Fisches eintritt, die letztlich auch im Schuppenbild ihren Niederschlag finden mag.

G. Zusammenfassung

1. Bei Schuppenkarpfen aus Teich und Fluß wurde die Anzahl und der Verlauf der Schuppenlängsreihen untersucht und beschrieben. Hierbei konnte festgestellt werden, daß bei beiden Karpfentypen in der Zahl der Längsreihen keine und im Verlaufe derselben nur geringfügige Unterschiede bestehen.

2. Die Gesamtschuppenzahl scheint nach vorliegenden Befunden individuellen Schwankungen zu unterliegen.

3. Die Schuppengrößen und deren Veränderung wurden bei Teich- und Flußfischen im Verlauf einer Längs- und einer Diagonalreihe untersucht. Die Hemmungserscheinungen am Grund der Rückenflosse wie am Schultergürtel sind bei den Teichkarpfen stärker ausgebildet als bei Flußkarpfen.

Im Verlaufe des Wachstums nimmt die Länge der einzelnen Schuppen nicht gleichmäßig zu. Diese Zunahme der Längenstreuung wurde mit einer Verstärkung von Hemmungserscheinungen zu erklären versucht.

4. Die Morphologie der Schuppen wie auch eine terminologische Besprechung der Schuppenteile wurden gegeben.

Für den Karpfen konnten Zusammenhänge gefunden werden zwischen einer ungleichmäßigen Anlage von Wachstumsringen und Hemmungserscheinungen.

Das Wachstumszentrum der Karpfenschuppe wurde in drei Ausbildungsformen beschrieben. Dabei wurde unterschieden zwischen einer normalen Ausbildung, dem Primitivfeld der Regenerate sowie Schuppen, denen ein typisches Wachstumszentrum fehlt. Bei den untersuchten Altersklassen der Karpfen tritt eine sekundäre Verschiebung des Wachstumszentrums nur in der Folge einer einseitigen Hemmung oder bei stärkerer Körperwölbung auf. Zwischen der Anordnung der Radien im Primitivfeld der Regenerate und der jeweiligen Wachstumsgeschwindigkeit der Schuppe scheinen Zusammenhänge zu bestehen.

Das Auftreten von Radien an Stellen stärkerer Wachstumshemmungen spricht für eine mechanische Bildungsursache.

Eine Unterteilung der Schuppenfläche in vier Felder wurde eingehend besprochen.

Die verschiedenen morphologischen Erscheinungsbilder von Winterringen und ähnlichen Marken fanden Erwähnung. Die Ausbildung von Winterringen wurde auf Schwankungen der Körperform zurückzuführen versucht.

Das Problem der Wachstumsrückberechnung wurde am Beispiel der Karpfenschuppe kritisch untersucht und hierbei festgestellt, daß das Wachstum der Schuppen nicht proportional zum Wachstum des Fisches erfolgt. Die Anlage von Winterringen unterliegt selbst bei verschiedenen Schuppen desselben Fisches, mehr noch bei gleichen Schuppen und verschiedenen Meßlinien, stärkeren Schwankungen.

5. In kurzer Form wurde eine neuere Arbeit über die phylogenetische Entwicklung der Cycloidischuppe referiert (Lagler 1947).

6. Zusammen mit einer kurzen Besprechung der ontogenetischen Entwicklung der Schuppen wurde die Richtungsgleichheit der Fibrillen in der untersten Schuppenplatte mit dem Cutisgewebe widerlegt.

7. Bei der Formentwicklung scheint die Teleostierschuppe ganz allgemein ein Formstadium zu durchlaufen, das sich durch ein breites Oralfeld und einen spitz ausgebildeten caudalen Pol kennzeichnet (Dreieckstadium).

8. Die verschiedenen Schuppenformen bei Teich- und Flußkarpfen wurden untersucht. Die gefundenen unterschiedlichen Formen sind in nachfolgende Typen eingeteilt worden: Normaltyp, Hexagonaltyp, Rhomboidtyp, Trapezoidtyp, Mitteltyp, Wölbungstyp, Schultergürteltyp, Ellipsentyp, Füllschuppentyp sowie Übergangsformen.

Sämtliche Formen wurden bei Teich- und Flußkarpfen in ihrer normalen Verbreitung festgehalten und ihre Bildung von mechanischen Einflüssen herzuleiten versucht.

Zur Bildung dieser verschiedenen Schuppentypen ist der Grad einer auswirkenden Hemmung nicht unwesentlich.

Diese wechselnden Hemmungsgrade wurden in allen Übergängen dargestellt.

9. Neben den ursprünglichen Schuppen fanden auch Schuppen Beachtung, die im Laufe ihres Wachstums eine Veränderung erfahren hatten. Dieselben wurden eingeteilt in: Regenerate, Schuppen ohne Wachstumszentrum und pathogene Typen.

Für das Regenerat konnte gezeigt werden, daß sich Skleridien bilden, noch bevor die Schuppe die Größe der Umgebungsschuppen erreicht hat. Ihre Verbreitung am Körper ist im allgemeinen an Stellen gebunden, an denen Beschädigungen leicht auftreten. Die Schuppen ohne Wachstumszentrum wurden beschrieben, Zusammenhänge mit Schädigungen am Schuppenrand herausgestellt und ihre Entstehung als eine Schwächung durch Osteomalazie im Zusammenwirken mit mechanischem Abscheuern gedeutet.

Schuppenausbildungen könnten beschrieben werden, deren Ränder durch Nachbar-schuppen sowie infolge Osteomalazie stärkere Schädigungen erfahren hatten.

Kümmerformen von Schuppen wurden dargestellt und ihre Entstehung durch ihre Lage außerhalb einer optimalen Wachstumsebene wahrscheinlich gemacht.

Teilweise zusammengewachsene Schuppen wurden beschrieben und deren anders-artiger Charakter gegenüber Spiegelbildungen erläutert.

Schuppen von Wundrändern offener sowie vernarbter Bauchwassersuchtgeschwüre wurden besprochen. Ferner konnte an Hand eines Beispiels auch das Auftreten einer Schuppenteilregeneration gezeigt werden.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden ausschließlich am Schuppenkarpfen durchgeführt. Aus dieser Bearbeitung ist zu schließen, daß sowohl die Anzahl wie der Verlauf der Schuppenlängsreihen offenbar genotypisch festgelegt sind. Dies mag die weitgehende Gleichartigkeit des Reihenverlaufes wie auch die konstante Anzahl der Reihen bei Teich- und Flußfischen erklären. Dagegen scheinen die Form wie auch der innere Bau der Schuppe bis zu einem gewissen Grade erst eine phänotypische Ausbildung zu erfahren. Die verschiedene Verbreitung der Hexagonaltypen, wie überhaupt eine gewisse Standortgebundenheit auch der anderen ursprünglichen Schuppenformen bei Teich- und Flußkarpfen lassen weitgehend einen solchen Schluß zu. Neben sichtbaren Auswirkungen stärkerer Hemmungen (Flossen, Schultergürtel) darf man annehmen, daß weitere, von der Körperform ausgehende Faktoren die verschiedene Ausbildung der Schuppen bestimmen. Zu nennen sind hier für den Schuppenkarpfen einmal der für die Entwicklung einer Schuppe gegebene Raum, zum anderen ganz allgemein von der Körperform ausgehende Faktoren wie Wölbung, verschiedene Leibesfülle usw.

Durch den Vergleich der Flügelschuppe des Zeilkarpfens mit der Mittelschuppe des Schuppenkarpfens ist es möglich, die Raumfrage als solche zumindest für die Breitenentwicklung der Zeilkarpfenschuppen auszuschalten. Bestehen bleiben aber die Einflüsse von seiten der Körperform. Die Zeilkarpfenschuppe läßt nun eine große Breitenentwicklung erkennen, eine Tatsache, die sich von dem zur Verfügung stehenden Raum ableiten könnte. Im inneren Bau der Schuppen jedoch zeigen sich Gleichartigkeiten wie die starken Radian in den Oral- und Caudalfeldern und ferner das in beiden Fällen in der Mitte gelegene Wachstumszentrum. Die gleicherweise vorhandenen Einschnitte in der Mitte sowohl der Oral- wie der Caudalfelder lassen sich ebenso wie die Radian auf Grund der stärkeren Wölbung erklären. In diesem Falle ist demnach eine Mitbestimmung räumlicher Einflüsse bei der Bildung der äußeren Schuppenform nicht von der Hand zu weisen. Ähnliche Ergebnisse zeigen auch Vergleiche zwischen den breiten Seitenlinienschuppen der Zeilkarpfen und den Seitenlinienschuppen der Schuppenkarpfen. Auch hier ist im inneren Bau eine Gleichartigkeit in der Anlage der Rinne für die Seitenlinienorgane gegeben und lediglich die Breitenverhältnisse der Schuppen weichen ab.

Andererseits konnte aber für die Schuppenkarpfen festgestellt werden, daß sich der Charakter einer Schuppe bei Abänderung der Raumfrage nicht ändern muß. So hätte bei der Doppelbildung der Schuppe (Abb. 66 a und b) eine Spiegelschuppenbildung eintreten können, indem die noch vorhandene Schuppe den durch Verlust der Nachbar-

schupe frei gewordenen Raum auszufüllen bestrebt gewesen wäre. Tatsächlich blieb der Formcharakter beider Schuppen gewahrt, und es wurde ein für diese Körperregion typisches Regenerat ausgebildet. Man muß daraus schließen, daß zu einer solchen Art von Verwirklichungsfaktoren, wie sie durch die plastisch-anatomische Eigenart des Fisches gegeben sind, auch Erbfaktoren bei der Gestaltung der Schuppenformen hinzukommen. Es ist daher naheliegend, die in unterschiedlicher Form und Ausbildung vorliegenden Schuppen der Schuppenkarpfen als von Erbfaktoren grundsätzlich festgelegt, aber von einer Summe verschieden einwirkender Verwirklichungsfaktoren gebildet zu betrachten. Allein diese Untersuchungen reichen zur Klärung dieser Probleme nicht aus.

Mit dieser neuartigen Betrachtungsweise sollte der Zweck verfolgt werden, für weitere, in ähnlicher Richtung gehende Untersuchungen eine Basis zu geben. So wäre zunächst an eine parallel gerichtete Bearbeitung der Schuppen des Spiegel-, des Zeil- und des Lederkarpfens zu denken, fernerhin an die Klärung bereits in den einzelnen Abschnitte aufgezeigter Gedanken.

H. Literaturverzeichnis

1. Agassiz, A.: Remarques sur la structure des écailles des poissons. Ann. d. sc. nat. 13, 1840.
2. Bahr, K.: Der kleine Sandaal (*Ammodytes tobianus* L.) der Ostsee. Zeitschrift für Fischerei, Bd. 33, 1935.
3. Baudelot, M. E.: Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux I et III. Arch. d. zool. exp. et gén. 2, 1873.
4. Biedermann, W.: Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere, 3. Teil. Erg. d. Biol., Bd. 3, 1928.
5. Cockerell T. D. A.: The scales of the mormyroid fishes, with remarks on Albula and Elops. Smithsonian. Misc. Colln. 56, 1910.
6. Dannevig, A. und G.: The season in which „Winter“-Zones in the scales of trout from southern Norway are formed. Journal du Conseil, Bd. 12, 1937.
7. Ebner, V. v. (zitiert nach Biedermann): Über die Entwicklung der leimgebenden Fibrillen usw. Sitzungserg. d. Akad. Wien, Mathem.-naturwiss. Kl. III, 115, 1906.
8. Goetsch, W.: Das Regenerationsmaterial und seine experimentelle Beeinflussung. Sitzungsber. Ges. Morph. u. Physiol. München, 1929.
9. Grunelius, A. v.: Über die Entwicklung der Haut des Karpfens. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss. 49, 1913.
10. Hase, A.: a) Über das Schuppenkleid der Teleostee. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft 42, NF. 35, 1907.
— b) Studien über das Integument von *Cyclopterus lumpus*. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 47, NF. 40, 1911.
— c) Die morphologische Entwicklung der Ctenoidschuppe. Anat. Anz. 40, 1912.
11. Herrmann, G.: Biometrische Studien und Wachstumsuntersuchungen an Teich- und Seeschleien. Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 38, 1940.
12. Hofer, B.: Über Bau und Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. Sitzungsbericht d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. München 1889/90.
13. Hoffbauer, C.: a) Die Altersbestimmung des Karpfens an seiner Schuppe. Allg. Fisch.-Ztg. 1898.
— b) Weitere Beiträge zur Altersbestimmung an der Struktur der Fischschuppen. Jahresber. d. Teichwirtsch. Versuchsstation zu Trachenberg, 1900/01.
— c) Weitere Beiträge zur Alters- und Wachstumsbestimmung der Fische. Zeitschr. f. Fischerei u. deren Hilfswiss. 12, 1905.
14. Hubbs, C. L. and Black, J. D.: Revision of *Ceratichthys*, a genus of American cyprinid fishes (zitiert nach Lagler). Misc. Publ. Univ. Mich. Mus. Zool., 66, 1947.
15. Klaatsch, K.: a) Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jahresb., Bd. 16, 1890.
— b) Über die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahresb., Bd. 21, 1894.
16. Lagler, K. F.: Lepidological studies. 1. Scale characters of the families of Great Lakes fishes. Transactions of the Americ. Micr. Soc., Vol. 66, No. 2, 1947.

17. Lea, E.: Report on „Age and growth of the herring in Canadian waters“. Canad. Fish. Exped. 1914/15, Ottawa 1918.
18. Leydig, Fr.: a) Über die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 3, 1851.
— b) Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
— c) zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. Biol. Zentralbl. 12, 1892.
19. Lintzel, W.: zit. nach Schilde) Der Mineralstoffwechsel in Handbuch der Ernährung und des Stoffwechsels der landwirtschaftlichen Nutztiere von Mangold, Bd. 3, Berlin 1931.
20. Mackintosh, H. W.: (zit. nach Lagler) Note on the microscopic structure of the scale of *Amia calva*. Scient. Proc. Roy. Dublin Soc. 1878.
21. Müller, K.: Die Schuppenmißbildungen bei der Forelle, *Salmo trutta* L. und eine Deutung dieser Erscheinung. Ann. Rep. 1952. Inst. of Freshwater Res. Drottningholm No 34, Lund 1953.
22. Nardi, F.: Das Verhalten der Schuppen erwachsener Fische bei Regenerations- und Transplantationsversuchen. Arch. f. Entw. Mech. 133, 1935.
23. Nitsche-Hein-Röhler: Die Süßwasserfische Deutschlands. Berlin 1932.
24. Nußbaum, M.: (zit. nach Biedermann) Materialien zur vergleichenden Histologie der Wirbeltiere III Histogenese der Lederhaut und der Cycloidschuppen. Anat. Anz. 30, 1907.
25. Nümann, W., und Sella, M.: Die Ausbildung des Winterringes bei Schuppen von Forellen (*Salmo carpio*, *S. fario*, *S. marmoratus* und *S. irideus*) und Blaufelchen (*Coregonus wartmanni*). Thalassia, Bd. 5, Heft 7, 1943.
26. Petrov, V. V., und Petruschenwsky, K. G.: Beiträge zur Kenntnis der Struktur der Schuppen von *Cyprinus carpio* L. Zool. Anz., Bd. 84, 1929.
27. Ringer, Fr.: Spiegelartige Beschuppungen bei Rotfedern und die Ursache ihrer Entstehung. Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 32, 1934.
28. Sauter, V.: Regeneration und Transplantation bei erwachsenen Fischen. Arch. f. Entw. Mech. 132, 1934.
29. Schiemenz, P.: Über die Regeneration von Schuppen bei Plötzen. Fischerei-Zeitung 23, 1898.
30. Schiemenz, Fr.: Wie ist der Unterschied in der Ertragsfähigkeit der Forellentähe verschiedener Höhenlagen Mitteldeutschlands zu erklären? Jub. Festschr. Grigore Antipa, Bukarest 1938.
31. Schilde, W.: a) Krankhafte Durchlöcherungen der Schuppen vom Blei (*Abramis brama* L.). Zeitschr. f. Fischerei, Bd. 32, 1934.
— b) Das Wachstum der Plötze (*Leuciscus rutilus* C.) in norddeutschen Seen. Zeitschrift f. Fischerei, Bd. 34, 1936.
32. Tims, H.: The development, structure and morphology of the scales in some teleostian fish. Quart. Journ. of Micr Science N.S. 49, 1906.
33. Walter, E.: Über Karpfentrassen (in Knauthe: Karpfenzucht). Neudamm 1901.
34. Wunder, W., und Schimke, H.: Wundheilung und Regeneration beim Karpfen. Arch. f. Entw. Mech. 133, 1935.
35. Wunder, W.: a) Die „Hungerform“ und die „Mastform“ des Karpfens (*Cyprinus carpio* L.). Zeitschr. f. Morph. u. Ökol. d. Tiere, Bd. 35, 1939.
— b) Beobachtungen über Schuppenregeneration beim Goldfisch (*Carassius auratus* L.), beim Karpfen (*Cyprinus carpio* L.) und bei der Brachse (*Abramis brama* L.). Arch. f. Entw. Mech. 143, 1948.
— c) Leistungsprüfung, Zuchtziel und Produktionsziel beim Karpfen. Allg. Fisch. Ztg. Nr. 12, 1952.

J. Anhang

Um dem Leser einmal die Möglichkeit zu geben, sich über den Aufbau der Arbeit zu orientieren und um zum anderen nähere Einzelheiten aufzuzeigen, wurden die wesentlichsten Teile des Untersuchungsprotokolls sowie einige Tabellen im Anhang zusammengestellt. Die Tabellen sind hier im Unterschied zu denen des Hauptteils römisch beziffert.

Die Gliederung des Anhangs geschah wie folgt:

- a) Materialtabellen,
- b) Tabellen über Schuppengrößen und Schwankungsbreite der Schuppen von Teich- und Flußkarpfen in den einzelnen Reihen bei verschiedenen Altersklassen,
- c α) Besprechung der Schuppenform in den einzelnen Reihen unter Berücksichtigung von Teich- und Flußkarpfen,
- c β) Tabellen über die Folge der einzelnen Schuppentypen.

a) Materialtabellen

Im folgenden soll ein Überblick über die Maße und Maßverhältnisse des bearbeiteten Schuppenkarpfenmaterials gegeben werden.

Tabelle I

Die Maße der untersuchten Schuppenkarpfen (in cm und g)

Nr.	Alter	Gewässer	Länge	L. d. SL	Höhe	Breite	Gewicht
725	K ₁	Fluß	13,2	9,0	4,5	2,0	55
726	K ₁	Fluß	13,5	9,5	4,5	2,0	55
727	K ₂	Fluß	23,5	19,0	7,5	4,0	310
728	K ₂	Fluß	24,5	19,0	7,5	4,0	335
729	K ₃	Fluß	31,0	25,0	9,5	4,5	650
203	K ₁	Teich	18,0	13,0	7,5	3,0	210
202	K ₂	Teich	27,5	20,0	12,0	5,0	700
201	K ₃	Teich	33,0	24,0	15,5	6,0	1550

Die Auswahl der für die vorliegenden Untersuchungen verwendeten Fische wurde wie folgt vorgenommen:

Zur Bearbeitung der die Schuppenzahl betreffenden Fragen ferner zur Untersuchung des Reihenvorlaufs wurden alle aufgeführten Fische berücksichtigt. Für die übrigen Untersuchungen, vor allem hinsichtlich der Schuppenform wurden besonders bearbeitet die Fische Nr. 725, 728, 729, 203, 202, 201. Stichprobenartig wurden auch die anderen Fische zu Vergleichen herangezogen. Zur Charakterisierung der Fischform sind im folgenden die Maßverhältnisse in einer Tabelle dargestellt. Es soll hierdurch dem Leser die Möglichkeit gegeben werden, einen Einblick in den Formzustand des verwendeten Materials zu gewinnen. Darüber hinaus ist beabsichtigt, hierdurch für spätere ähnlich gerichtete Untersuchungen eine Vergleichsmöglichkeit zu geben.

Tabelle II

Die Formverhältnisse des Schuppenkarpfenmaterials

Verhältnis	Fisch-Nummer							
	725	726	727	728	729	203	202	201
Länge : Höhe	2,93	3,0	3,13	3,26	3,26	2,4	2,29	2,13
Länge-SL : Höhe	2,0	2,11	2,53	2,53	2,63	1,73	1,66	2,54
Höhe : Breite	2,25	2,25	1,87	1,87	2,11	2,5	2,40	2,58
Länge : Breite	6,6	6,75	5,87	6,12	6,88	6,0	5,5	5,5
Länge-SL : Breite	4,5	4,75	4,75	4,75	5,55	4,33	4,0	4,0

Es ist mit dieser Tabelle nicht beabsichtigt, Aussagen zu machen hinsichtlich der Formveränderung der Fische im Verlaufe ihres Wachstums. Sehr deutlich kommt hier die hochrückige Form der Teichkarpfen und die langgestreckte Gestalt der Flußkarpfen zum Ausdruck. (Vgl. Verhältnis Länge : Höhe.)

b) Tabellen über Schuppengrößen und Schwankungsbreite der Schuppen von Teich- und Flußkarpfen in den einzelnen Reihen

Schon eingangs wurde im Zusammenhang mit der Schuppengröße die Schuppenlänge in ihrer mengenmäßigen Verteilung am Körper untersucht und besprochen. Ferner wurde in einem groben Überblick am Beispiel der ersten Reihe unterhalb der Seitenlinie die Längen- und Breitenabnahme der Einzelschuppen überprüft. Die im folgenden

Tabelle III

Die Schwankungsbreite und Größenverhältnisse beim Flußkarpfen (K₁)

Reihe	größte Schuppen			kleinste Schuppen			Schwankung	
	Nr.	Länge	Breite	Nr.	Länge	Breite	Länge	Breite
SL	6	0,84	0,82	33	0,32	0,34	0,52	0,48
AO	6	0,82	0,82	37	0,26	0,26	0,56	0,56
BO	9	0,76	0,84	35	0,22	0,20	0,54	0,64
CO	6	0,68	0,84	36	0,28	0,20	0,40	0,64
DO	12	0,70	0,74	33	0,22	0,10	0,48	0,64
EO	11	0,64	0,56	30	0,24	0,16	0,40	0,40
FO	12	0,52	(0,32)				0,24	0,18
	5	(0,48)	0,48	35	0,28	0,14	0,20	0,34
AU	4	0,86	0,88	32	0,45	0,46	0,32	0,42
BU	3	0,82	(0,92)				0,30	0,64
	1	(0,68)	0,96	31	0,52	0,28	0,16	0,68
CU	2	0,78	(0,82)				0,30	0,36
	3	(0,76)	0,86	26	0,48	0,46	0,28	0,40
DU	5	0,80	(0,72)				0,40	0,48
	3	(0,74)	0,78	38	0,40	0,24	0,34	0,54
EU	6	0,68	0,60	32	0,30	0,16	0,38	0,44
FU	3	0,62	0,44	21	0,32	0,18	0,30	0,26
KR	13R	0,32	0,24	2R *)	0,20	0,14	0,12	0,10
BrR	5R	0,52	0,33	6R	0,28	0,26	0,24	0,07
BaR	4R	0,62	0,36	6R	0,18	0,06	0,44	0,30

Die angeführten Zahlen stellen cm-Werte dar.

*) R bedeutet die Schuppenreihe.

Tabelle IV

Die Schwankungsbreite und Größenverhältnisse beim Flußkarpfen (K₂)

Reihe	größte Schuppen			kleinste Schuppen			Schwankung	
	Nr.	Länge	Breite	Nr.	Länge	Breite	Länge	Breite
SL	8	1,33	1,2	36	0,7	0,7	0,63	0,5
AO	4	1,4	1,2	38	0,7	0,6	0,7	0,6
BO	8	1,3	1,2	36	0,6	0,5	0,7	0,7
CO	15	1,2	1,3	38	0,6	0,5	0,6	0,8
DO	7	1,2	1,1	40	0,5	0,3	0,7	0,8
EO	10	1,1	0,9	47	0,4	0,2	0,7	0,7
FO	14	1,0	0,7	41	0,43	0,2	0,57	0,5
AU	5	1,33	1,27	37	0,43	0,32	0,9	0,95
BU	5	1,33	1,2	44	0,4	0,3	0,93	0,9
CU	6	1,3	1,17	34	0,5	0,47	0,8	0,7
DU	7	1,2	1,07	43	0,33	0,17	0,87	0,9
EU	2	1,13	0,90	29	0,4	0,2	0,73	0,7
FU	15	1,0	0,80	13	0,37	0,3	0,63	0,5
KR	7R	0,46	0,50	4R	0,28	0,2	0,18	0,3
BrR	11R	0,84	(0,50)	12R	0,3	0,24	0,54	0,26
	11R	(0,80)	0,54				0,5	0,3
BaR	5R	0,96	0,62	8R	0,3	0,12	0,66	0,5

Die angeführten Zahlen stellen cm-Werte dar.

angeführten Tabellen haben den Zweck, eine Lücke zu schließen, welche einmal das Fehlen von Angaben über die Längen- und Breitendimensionen in den einzelnen Regionen und Reihen offen ließ und zum anderen über die Schwankungsbreite innerhalb derselben Reihe noch besteht.

Wie in den in der Arbeit gegebenen Tabellen sind die Seitenlinie und die übrigen Reihen und Regionen bezeichnet. Es sind jeweils die längste, die breiteste, die kürzeste sowie die schmalste Schuppe einer Reihe gemessen. Außerdem ist die größte Schwankungsbreite innerhalb der Längen- und der Breitendimension angeführt. Um die Lage dieser Schuppen gleichzeitig zu erfassen, sind auch ihre Nummern mit angegeben.

Tabelle V

Die Schwankungsbreite und Größenverhältnisse beim Flußkarpfen (K₂)

Reihe	größte Schuppen			kleinste Schuppen			Schwankung	
	Nr.	Länge	Breite	Nr.	Länge	Breite	Länge	Breite
SL	9	1,77	(1,6)				1,17	1,1
	4	(1,6)	1,63	39	0,6	0,5	1,0	1,13
AO	5	1,73	1,63	41	0,5	0,63	1,23	1,0
BO	6	1,67	1,7	37	0,83	0,7	0,84	1,0
CO	7	1,67	(1,63)				0,97	0,96
	5	1,6	1,7	35	0,7	0,67	0,90	1,03
DO	9	1,7	1,53	40	0,5	0,26	1,2	1,27
EO	8	1,63	1,4	25	0,47	0,47	1,16	0,93
FO	6	1,17	0,97	32	0,53	0,26	0,64	0,71
AU	5	1,67	1,6	37	0,57	0,57	1,10	1,03
BU	7	1,73	1,6	35	0,5	0,53	1,23	1,07
CU	6	1,77	1,5	32	0,4	0,37	1,37	1,13
DU	4	1,73	1,37	34	0,53	0,3	1,2	1,07
EU	5	1,63	(1,2)				1,03	0,87
	6	(1,32)	1,33	23	0,6	0,33	0,72	1,0
FU	3	1,5	1,07	25	0,57	0,37	0,93	0,7
KR	8 R	0,73	0,53	9 R	0,37	0,3	0,36	0,23
BrR	7 R	1,3	0,8	12 R	0,6	0,37	0,7	0,43
BaR	2 R	1,33	0,87	11 R	0,53	0,3	0,8	0,57

Tabelle VI

Die Schwankungsbreite und Größenverhältnisse beim Teichkarpfen (K₁)

Reihe	größte Schuppen			kleinste Schuppen			Schwankung	
	Nr.	Länge	Breite	Nr.	Länge	Breite	Länge	Breite
SL	8	1,1	1,15	35	0,26	0,23	0,84	0,92
AO	8	1,1	1,1	38	0,56	0,47	0,54	0,63
BO	9	1,04	1,2	36	0,5	0,43	0,54	0,77
CO	6	(0,94)	1,1				0,54	0,73
	9	0,97	(1,03)	36	0,4	0,37	0,57	0,66
DO	5	0,93	(0,83)				0,56	0,5
	14	(0,9)	1,06	35	0,37	0,33	0,53	0,73
EO	12	0,87	0,8	23	0,7	0,57	0,17	0,23
FO	2	0,74	0,6	23	0,26	0,2	0,48	0,4
AU	5	1,07	1,13	35	0,53	0,5	0,54	0,63
BU	7	1,0	1,13				0,74	0,76
	8	1,07	1,1	35	0,26	0,37	0,81	0,73
CU	6	1,03	1,13	38	0,26	0,3	0,77	0,83
DU	4	1,0	0,97	23	0,4	0,3	0,6	0,67
EU	5	0,87	0,8	22	0,57	0,3	0,3	0,5
FU	12	0,77	0,63	24	0,4	0,2	0,37	0,43
KR	10 R	0,52	0,38	4 R	0,28	0,16	0,34	0,1
BrR	11 R	0,74	0,54	5 R	0,58	0,26	0,16	0,28
BaR	3 R	0,82	0,56	7 R	0,54	0,26	0,28	0,3

Tabelle VII

Die Schwankungsbreite und Größenverhältnisse beim Teichkarpfen (K₂)

Reihe	größte Schuppen			kleinste Schuppen			Schwankung	
	Nr.	Länge	Breite	Nr.	Länge	Breite	Länge	Breite
SL	5	1,7	(1,7)				1,2	1,17
	6	(1,67)	1,77	37	0,5	0,53	1,17	1,24
AO	5	(1,7)	1,7				1,17	1,23
	9	1,73	(1,67)	37	0,53	0,47	1,2	1,2
BO	5	1,67	1,8	37	0,53	0,57	1,14	1,23
CO	3	1,63	(1,63)				1,1	1,2
	4	(1,6)	1,73	42	0,53	0,43	1,07	1,3
DO	5	1,67	(1,53)				1,1	1,23
	10	(1,53)	1,67	41	0,57	0,3	1,96	1,37
EO	5	(1,33)	1,6				0,56	1,2
	9	1,4	(0,96)	25	0,77	0,4	0,63	0,56
FO	1	1,27	(0,9)				0,74	0,43
	3	(1,1)	0,97	17	0,53	0,47	0,57	0,5
AU	3	(1,7)	1,8				0,93	1,07
	8	1,77	(1,63)	35	0,77	0,73	1,0	0,9
BU	3	(1,63)	1,73				1,1	1,2
	4	1,7	(1,7)	35	0,53	0,53	1,17	1,17
CU	4	1,67	(1,6)				1,04	1,23
	5	(1,6)	1,63	34	0,37	0,63	0,97	1,26
DU	5	1,7	1,6	33	0,57	0,23	1,13	1,37
EU	5	1,67	1,3	22	0,8	0,5	0,87	0,8
FU	5	1,47	1,1	19	0,97	0,67	0,5	0,43
KR	13 R	0,77	0,63	2 R	0,57	0,3	0,2	0,33
BrR	6 R	1,3	0,9	11 R	0,77	0,47	0,53	0,43
BaR	2 R	1,5	1,03	8 R	0,9	0,43	0,6	0,6

Tabelle VIII

Die Schwankungsbreite und Größenverhältnisse beim Teichkarpfen (K₃)

Reihe	größte Schuppen			kleinste Schuppen			Schwankung	
	Nr.	Länge	Breite	Nr.	Länge	Breite	Länge	Breite
SL	4	2,27	2,13	38	0,67	0,63	1,6	1,5
AO	5	2,3	2,17	37	0,6	0,43	1,7	1,74
BO	6	2,07	2,2	39	1,07	0,97	1,0	1,23
CO	8	1,93	2,1	43	0,6	0,83	1,33	1,27
DO	6	2,03	(2,0)				1,3	1,6
	7	(1,93)	2,07	40	0,73	0,4	1,2	1,64
EO	6	1,9	1,8	38	0,26	0,37	1,64	1,43
FO	3	1,43	1,43	23	0,6	0,43	1,83	1,0
AU	5	2,27	2,13	39	0,57	0,57	1,7	1,56
BU	4	2,2	2,03	38	0,57	0,6	1,63	1,43
CU	6	1,9	1,97	35	0,7	0,67	1,2	1,3
DU	5	2,03	1,93	35	0,77	0,4	1,26	1,53
EU	2	(1,8)	1,83				1,03	1,33
	3	1,83	(1,5)	23	0,77	0,5	1,06	1,0
FU	10	(1,53)	1,3				0,7	0,8
	11	1,73	(1,17)	23	0,83	0,5	0,9	0,67
KR	12 R	1,0	0,87	1 R	0,53	0,4	0,45	0,47
BrR	5 R	1,4	1,03	10 R	0,57	0,5	0,83	0,53
BaR	3 R	1,57	1,2	11 R	0,7	0,33	0,87	0,87

c) Die Besprechung der Schuppenform in den einzelnen Reihen

Flußkarpfen

Seitenlinie:

Auf den ersten Blick erscheint die Form der Seitenliniensuppen relativ gleichförmig. Der orale Rand ist besonders bei den größeren Schuppen unregelmäßig ausgerissen. In der groben Form ist dieser Rand fast gerade, zuweilen auch in der Mitte des Feldes nach außen ausgestülpt. Diese Ausstülpung ist besonders ausgeprägt bei Schuppen der hinteren Körperhälfte. Mit der Abnahme der Körperhöhe werden auch die Schuppen bei zunächst gleichbleibender Länge leicht gestaucht. Im allgemeinen ist der mittlere Teil des Caudalfeldes ebenso nach außen gewölbt und kennzeichnet mit der aufliegenden Pigmentierung den morphologisch sichtbaren Teil der Schuppe. Seine Ausbildung, die Form, die Größe wechseln stark, doch die mittlere Ausdehnung liegt etwa bis zur Mitte zwischen caudalem Schuppenrand und Wachstumszentrum. Die Rinne für die Seitenlinie liegt an den einzelnen Schuppen in verschiedener Steigung vor. So zeigen z. B. die ersten Schuppen der Seitenlinie gegenüber einer gedachten Achse vom oralen zum caudalen Schuppenpol die jeweilige Steigungstendenz im Winkel an. Selbstverständlich ist diese Winkelstellung durch die Stellung der Schuppe am Körper ebenfalls beeinflußt. Das Wachstumszentrum liegt bei allen Schuppen in der Mitte. Diese Tatsache darf als Zeichen dafür gelten, daß die Schuppe sich gleichmäßig nach allen Seiten entwickeln konnte. Die Reihenfolge der Schuppentypen ist folgende: Schultergürtelschuppe — Übergangsform — Normaltyp — Rhomboidtyp — Übergangsform — Hexagonaltyp — Füllschuppentyp.

Die erste Reihe oberhalb der Seitenlinie:

Der Rand des Oralfeldes ist bei den Schuppen dieser Reihe dem der Seitenlinie ähnlich. In einigen Fällen gerade abschließend, zum Teil ausgerissen. An beiden oralen Ecken an der Trennungslinie zwischen Lateralfeldern und Oralfeld sind mehr oder minder scharfe Ecken ausgebildet. Im allgemeinen findet sich auch hier in der Mitte des Oralfeldes die erwähnte Ausstülpung.

Das typische Kennzeichen dieser Reihe ist die Ausbildung des ventralen Lateralfeldes. Dasselbe unterscheidet sich ganz eindeutig von den Schuppen der Seitenlinie durch seine wie abgeschnitten wirkende Linie. Diese Linie folgt also der normalen Schuppenform nicht. So ist z. B. das dorsale Lateralfeld ausgebuchtet und das ventrale gerade ausgebildet. Was die Veränderung der Schuppenform anbetrifft, so haben wir am vorderen Ende der Reihe den Schultergürteltyp. Ihm folgt eine Übergangsform, die zur normalen Schuppe führt. Hinter der Mitte des Fisches schiebt sich die Ecke am ventralen Oralfeld leicht vor, beginnt sich zu vergrößern, während die Ecke am dorsalen Oralfeld schwächer ausgebildet erscheint. Es entsteht so die typische Rhomboidschuppe, meist über den Typ der Hexagonalschuppe. Letztere ist es wieder, die der Rhomboidschuppe folgt und zur Füllschuppe hinführt. Der pigmentierte Teil des Caudalfeldes scheint bei diesem Fisch größer als der der Seitenlinie. Der orale Rand steht hier im allgemeinen bis auf $\frac{2}{3}$ des Abstandes caudaler Pol—Wachstumszentrum.

Die zweite Reihe oberhalb der Seitenlinie:

Auch diese Reihe beginnt mit Schuppen, die durch den Schultergürtel eine starke orale Wachstumshemmung erfahren haben. Dieser Form folgt die Übergangsform zu einem normalen Typ. Nach den Schuppen dieses Types finden wir einen sehr schnellen Übergang zum Rhomboidtypus, bei dem die ventrale Oralecke eine stärkere Ausbildung erfahren hat. Als scheinbares Wachstumsgegengewicht liegt der caudale Schuppenpol in dorsale Richtung verschoben. Darauf folgt der Hexagonaltyp und nach ihm folgt ein Übergang zum Rhomboidtyp, dieses Mal jedoch mit einer vorgezogenen Dorsal-oral-

Ecke. Als Übergang zur Füllschuppe sind wiederum Schuppen des Hexagonaltypus ausgebildet. Interessant ist hier ferner, einmal das Höhen- und Breitenverhältnis der Schuppen im Vergleich zu erwähnen. Während die normalen Typen ein etwas größeres Höhenwachstum aufweisen, vollzieht sich ab Körpermitte der Übergang zu einer etwas mehr länglichen Schuppe. Erst die Füllschuppe zeigt wieder ein etwas größeres Höhenwachstum. Dieses Höhenwachstum ist aber nur scheinbar, da die Schuppe in ihrem Längenwachstum durch die Schwanzflosse eine Hemmung erfährt.

Die dritte Reihe oberhalb der Seitenlinie:

Nach dem Schultergürteltyp folgt auch in dieser Reihe der Typ der normalen Schuppe. Kurz vor der Körpermitte geht dieser Typus in die Hexagonalform über, um sich dann in dem Rhomboidtyp fortzusetzen. Wir haben zunächst wiederum die vorgezogene Ecke am ventralen Oralfeld. Nach einem kurzen Übergang, der durch eine Hexagonalschuppe gebildet wird, finden wir den Rhomboidtyp mit der vorgezogenen Ecke am Dorsal-oral-Feld wieder.

Die darauf folgenden Schuppen bedecken die Wölbung an der oberen Kante des Schwanzstiels. Diese Schuppen zeichnen sich aus durch eine Form, die der der Rhomboidschuppen in ihren Grundzügen wohl entsprechen mag. Die ventral-orale Ecke jedoch ist nicht so spitz ausgebildet, sondern zeigt viel eher eine sanfte Rundung, die unter Umständen sogar so weit zurückgesetzt ist, daß die mittlere Ausbuchtung am Oralfeld in Erscheinung treten kann. Was aber diese Schuppen besonders auszeichnet, ist das in dorsaler Richtung verschobene Wachstumszentrum. Die Schuppe selbst paßt im gesamten wölbungsmäßigen der Kante an. Nach diesen Schuppen erfolgt ein Übergang zur Füllschuppe. In dieser Reihe hat die Hemmung am ventralen Lateralfeld eine Abnahme erfahren. Dagegen finden wir hier auch Schuppen, die im dorsalen Lateralfeld abgeschnitten erscheinen und so den Eindruck einer dorsalen Hemmung wahrscheinlich machen.

Die vierte Reihe oberhalb der Seitenlinie:

Wenngleich diese Reihe ihren Ursprung auf der Stirnseite erfährt, finden wir dennoch die orale Hemmung an der Schuppe ausgeprägt. Diesem Typus folgt im allgemeinen die Ausbildung einiger Hexagonaltypen, die im Verlauf der Reihe nach der Seite zu sich in Wölbungstypen verwandeln. Nur wenige Normaltypen finden sich noch in dieser Reihe, dagegen hat die Zahl der nun folgenden Hexagonalschuppen zugenommen. Die Hemmung am Dorsalfeld darf als Einfluß der Rückenflosse bezeichnet werden. Mit dem Ende der Rückenflosse finden wir auch bereits den Typ der Ellipsenschuppe ausgebildet, der dann der Mitteltyp folgt. Es sind dies Schuppen, die am Schwanzstiel genau am Rückengrat entlanglaufen, und die im Prinzip quadratisch ausgebildet sind. Die Art und die Form der Wölbungstypen ist eingangs schon näher erläutert worden. Das Wachstumszentrum der Wölbungstypen ist leicht dorsalwärts verschoben, ebenso wie bei der Ellipsenschuppe.

Die fünfte Reihe oberhalb der Seitenlinie:

Allmählich ist in den Reihen nach oben hin die typische Normalschuppe verschwunden und die veränderte Lage — bestimmt durch die starken morphologischen Einflüsse und Hindernisse, wie Rückenflosse und starke Körperkrümmung — hat den Schuppen ein eigenes Gepräge verliehen. Nur vereinzelt und besonders am Anfang greifen Schuppen dieser Reihe über den Rückengrat vor. Die meisten jedoch haben das Wachstum in der dorsalen Richtung eingestellt. Beginnend mit oral gehemmten Schuppen, weiterführend mit teils Mittelschuppen und in der Zahl zunehmenden Wölbungsschuppen, verläuft die Reihe nach der Körperseite. Mit Beginn der Rückenflosse wird der leicht rundliche Charakter dieser Wölbungsschuppen infolge der Wachstumshemmung der Rückenflosse in eine noch relativ große Ellipsenschuppe um-

gewandelt. In dieser Form verläuft sodann die Reihe bis zum Ende der Rückenflosse. Das Wachstumszentrum liegt bei den Mittelschuppen in der Mitte, bei den Wölbungsschuppen und den Ellipsenschuppen deutlich dorsalwärts verschoben. Das dorsale Lateralfeld der an den Rückengrat anstoßenden Schuppen scheint stärker gehemmt als das der anderen Schuppen der Körperseite. Sehr viele am äußeren Teil der Schuppe angelegte Skleridien endigen mit dem Ende des Oralfeldes am scharfen Übergang zum geraden Dorsalrand. Die ventrale Seite ist wachstumsbegünstigt gegenüber dem Dorsalfeld. Auch stehen die Skleridien im dorsalen Lateralfeld weit enger als im ventralen, eine Tatsache, die die Hemmung bzw. eine Wachstumsbegünstigung nach einer Seite durchaus zu erklären vermag.

Die sechste Reihe oberhalb der Seitenlinie:

In ähnlicher Weise wie die Schuppen der letzten Reihe sind auch die Schuppen dieser Reihe gestaltet. Der Typ der Schultergürtelschuppe entfällt, da diese Reihe vor der Rückenflosse am Rückengrat ihren Ursprung besitzt. Beginnend mit Mittelschuppen, verläuft diese Reihe in diesem Falle ohne Wölbungsschuppen bis zur Rückenflosse, um sich am vorderen Ende der Rückenflosse in Ellipsenschuppen zu verwandeln. Diese Ellipsenschuppen sind anfangs noch relativ groß ausgebildet, haben aber in ihrem Verlauf entlang der Rückenflosse eine raumfüllende Funktion inne, indem sie sich als Ellipsenform in die noch frei bleibenden dreieckförmigen Ausschnitte der Schuppen der fünften Reihe einfügen. Das Wachstumszentrum der Mitteltypen liegt ihrer streng dorsalen Lage wegen in der Mitte und bei den Ellipsenschuppen — wie immer in diesem Falle — dorsalwärts verschoben. Unter Berücksichtigung markanter Skleridien trifft man hier in dieser Reihe verschiedene Ausbildungsformen. Bei besonders starken Hemmungen ist die Ausbildung von Skleridien an der Hemmungsseite von einem bestimmten Zeitpunkt an ganz unterblieben und sowohl Wachstumszentrum wie auch eine beispielsweise in der Mitte angelegte Skleridie sind exzentrisch verschoben. Im anderen Fall werden ringsum Skleridien angelegt, und die Hemmungsseite unterscheidet sich von der normal gewachsenen Seite nur durch den Abstand der Skleridien untereinander.

Die erste Reihe unterhalb der Seitenlinie:

Diese Reihe ist in ihren wesentlichsten Punkten mit der ersten Reihe oberhalb der Seitenlinie vergleichbar. Die erste Schuppe dieser Reihe, die Schultergürtelschuppe, paßt sich wie alle Schuppen dieses Typs dem jeweils an dieser Stelle gegebenen Neigungswinkel des Schultergürtels an, soweit es den Oralrand betrifft. Sehr schnell erfolgt hier im allgemeinen ein Übergang zum normalen Typus, der auch in dieser Reihe in einer relativ typischen Form vorliegt. Es sind im Oralfeld der orale Pol sowie die beiden vorgezogenen Ecken recht deutlich ausgebildet. Das Caudalfeld ist als fast kreisrund anzusprechen. Lediglich das dorsale Lateralfeld erfährt an seinem Rand eine Hemmung, die sich in dem wie abgeschnitten erscheinenden Rand ausdrückt. Es ist dies das Gegenstück zum Ventralrand der ersten beiden Reihen oberhalb der Seitenlinie. Zunächst langsam aber sehr deutlich findet ein Ausbuchen des oralen Pols im Zusammenwirken mit einem Länger- und Schmälerwerden der Schuppe statt, das Caudalfeld wird spitziger und der Typ der Hexagonalschuppe bildet sich heraus. Schließlich wandern der orale Pol in dorsaler Richtung, der caudale Pol in ventraler Richtung. Damit ist die Rhomboidschuppe gebildet. Schließlich verschwinden diese vorgezogenen Ecken, und dadurch erscheinen der orale Pol wie auch der caudale Pol deutlich in der Mitte und von dieser so entstandenen Hexagonalschuppe aus bildet sich über eine kurze Übergangsform die Füllschuppe. Obgleich an dem Dorsalrand eine leichte Wachstumshemmung einzuwirken scheint, ist das Wachstumszentrum in der Mitte gelegen. Einige Skleridien laufen an der dorsal-orale Ecke wie auch am Dorsalrand aus, so daß dadurch der Ausdruck einer Hemmung gerechtfertigt erscheint. In einem Falle wird sogar eine unweit des Schuppenrandes gelegene Vergleichsskleridie am Ende der Lateralfelder beim Übergang zum Caudalfeld nach dem Außenrand der Schuppe abgelenkt.

Die zweite Reihe unterhalb der Seitenlinie:

Auch in dieser Reihe ist der Charakter der normalen Schuppe noch recht deutlich, doch allerdings weniger häufig ausgebildet. Das typische Merkmal dieser Reihe ist wohl, daß der dorsale Lateralrand keine nennenswerte Hemmung mehr zeigt. Nach wie vor liegen bei den Rhomboidschuppen die dorsal-oralen Ecken in stärkerer Ausbildung vor. Von dem Typ der Schultergürtelschuppe ausgehend, bildet sich ein normaler Typus, der sich über den Hexagonaltyp in den Rhomboidtyp verändert. Über den Hexagonaltyp als Übergangsform bildet sich die Reihe bis zum Typus der Füllschuppe um. Auch hier ist das Wachstumszentrum in der Mitte gelegen. Die vorderen Schuppen sind in ihrem Breiten-Längen-Verhältnis breiter als hoch, ab der Mitte des Fischkörpers länger als breit.

Die dritte Reihe unterhalb der Seitenlinie:

Auch sie beginnt mit der üblichen Schultergürtelschuppe, wobei erwähnt werden darf, daß nicht nur die erste, sondern auch die zweite und dritte Schuppe einer Reihe dem Einfluß des Schultergürtels unterworfen sein kann. Selbstverständlich wird dieser Einfluß mit der Entfernung vom Schultergürtel geringer sein. Was neben der Formverschiedenheit und der Veränderung der Form innerhalb dieser Reihe als typisch herausgestellt werden kann, ist die Auswirkung einer Hemmung am scharf abgeschnittenen Rand des ventralen Lateralfeldes. Die Hemmung am dorsalen Rand scheint aufgehoben. Der normale Typ ist nur mehr mit 2 Schuppen vertreten, dem eine Reihe Rhomboidschuppen folgt. Über eine Zwischenform von Hexagonalschuppen gliedern sich im weiteren Verlauf wiederum Rhomboidschuppen an, die sich im Schwanzstiel als Wölbungsschuppen ausbilden. Nach einigen Übergangsformen haben wir am Grund der Schwanzflosse die kurze Füllschuppe. Das Wachstumszentrum ist in einigen Fällen schon bei Rhomboid- und Hexagonalschuppen leicht ventralwärts verschoben, bei den Wölbungsschuppen sehr deutlich.

Die vierte Reihe unterhalb der Seitenlinie:

Der Ursprung dieser Reihe innerhalb des Dreiecks, das vom Flossengrund der Brustflosse und dem Schultergürtel gebildet wird, verändert die Form der Schultergürtelschuppe so, daß sie nicht nur im Oralfeld, sondern auch am Ventralfeld eine Hemmung aufweist. Eine Ausbildung von Füllschuppen unterbleibt. Ganz allgemein sind die Schuppen dieser Reihe länger als breit. Der Ventralrand scheint in seiner abgeschnittenen Ausbildung in dieser Reihe besonders scharf. Nach der Ausbildung einer Rhomboidschuppe finden sich einige Hexagonaltypen, in deren Folge wiederum Rhomboidschuppen auftreten. Die dorsal-orale Ecke ist vorgezogen, die ventral-orale entsprechend zurückgesetzt. In der Form haben sich hier in dieser Reihe mit die typischsten Rhomboidschuppen gebildet. Durch den Einfluß der Afterflosse wird der Verlauf der Reihe insofern unterbrochen, als sich am Flossengrund eine dem Schultergürteltyp ähnliche Schuppe bildet, der sich wiederum 2 Ellipsenschuppen anschließen. Hinter der Afterflosse setzt sich diese Reihe weiter fort mit der Ausbildung von Mittelschuppen am Bauchgrat des Schwanzstieles. Auch hier ist das Wachstumszentrum bei Rhomboidschuppen und Hexagonaltypen leicht ventralwärts verschoben, während bei den Ellipsenschuppen eine stärkere Verschiebung eintritt. Die Mittelschuppen zeigen das Wachstumszentrum in der Mitte.

Die fünfte Reihe unterhalb der Seitenlinie:

Die erste Schuppe dieser Reihe kann ihren Ursprung am Flossengrund der Brustflosse nehmen, und deshalb ist die orale Hemmung der ersten Schuppe im allgemeinen diesem Umriß angepaßt. Über Hexagonalschuppen entwickeln sich Rhomboidtypen, bei denen zunächst einmal die ventral-orale Ecke vorgezogen erscheint. Ohne Übergangs-

form verändert sich die Ausbildung dieser Rhomboidschuppen so, daß nun plötzlich die dorsal-orale Ecke vorgezogen ist. Diese Veränderung mag unter Umständen mit dem bogenartigen Verlauf der Reihe nach unten und einem leichten Ansteigen in Körpermitte zusammenfallen. So ist am Anfang der Reihe die dorsal-orale Ecke stark eingedellt, eine Ausbildung, die zwar nur bei wenigen Schuppen, aber sehr deutlich ausgeprägt erscheint. Dem Rhomboidtyp folgen wiederum Schuppen des Hexagonaltyps, die dann auf Grund der Afterflosseneinwirkung in Schultergürteltyp und Ellipsentypen übergehen. Bei allen Schuppen außer Schultergürteltyp und Ellipsentyp liegt das Wachstumszentrum leicht ventral, bei den letztgenannten nach der Seite der Hemmung, also mehr oder minder stark ventralwärts verschoben.

Die sechste Reihe unterhalb der Seitenlinie:

Von dem Typ der Schultergürtelschuppe ausgehend, entwickeln sich in dieser Reihe zwischen Brust- und Bauchflosse zunächst einmal einige Hexagonaltypen. Sie gehen über in Rhomboidschuppen, deren weitere Ausbildung durch die Bauchflosse unterbrochen wird. Es finden sich am Flossengrund eine dreieckige Schultergürtelschuppe, zwei Ellipsenschuppen und wiederum eine Schultergürtelschuppe, und sodann setzt sich die Reihe mit Rhomboidschuppen weiter fort. Dieselben zeigen eine vorgezogene ventral-orale Ecke, zu deren Gegengewicht die dorsal-caudale Ecke meist stärker ausgebildet ist. Auch hinter der Bauchflosse wird diese Wachstumsrichtung beibehalten. Sehr schnell jedoch wandeln sich die Rhomboidschuppen in Hexagonalschuppen um, die dann mit Beginn der Afterflosse und deren Einfluß in Ellipsentypen übergehen. Das Wachstumszentrum, das zu Anfang der Reihe eher in der Mitte liegt, wandert im weiteren Verlauf der Reihe immer mehr ventralwärts. Die ventrale Kante der Schuppen wirkt meist abgeschnitten. In diesem Zusammenhange sei noch festgestellt, daß die Schuppen dieser Reihe an einer Stelle größerer Körperwölbung gelegen sind, also an sich schon Kantenstellen darstellen.

Die Schuppen der Kopfregion:

Der Kleinheit der Schuppen wegen wie auch wegen der Mannigfaltigkeit der vorhandenen Schuppenformen wurden die Schuppen der Fischunterseite fortlaufend von vorn nach hinten entnommen und untersucht. Da die Schuppen besonders in der Kopfregion kleiner sind als die der Bauchregion, infolgedessen auch an Zahl und Reihen jene übertreffen, ist ein reihenweiser Vergleich nur schwer möglich.

Bei der Vielgestalt der Formen mußte versucht werden, auch schwer zu definierende Zwischentypen auf einige wenige Grundformen zurückzuführen. Es sind dies einmal der Schultergürteltyp, dann der Rhomboidtyp, dann der Hexagonaltyp, der Ellipsentyp und der Trapezoidtyp.

Die Verteilung der meisten dieser Formen ist recht unregelmäßig und es scheint so, als ob der Raumfaktor das Wachstum und die Form der einen Schuppe maßgeblich auf Form und Wachstum der anderen Schuppe einzuwirken vermögen. Zur genaueren Orientierung über die Verteilung der einzelnen Formen sei deshalb auf die beigelegte Übersicht verwiesen.

An ortsgebundenen Schuppentypen finden sich jedoch einmal die Mittelschuppen der Bauchseite zum andern gewisse Randschuppenformen. Die Mittelschuppen unterscheiden sich von den Mittelschuppen am Rücken und am Schwanzstiel dadurch, daß sie die bereits besprochene Hexagonalform besitzen. Nach der Seite hin folgt in häufigen Fällen ein Typus, der in seiner Form einer Ellipse ähnlich ist. Am Flossengrund und zu Beginn der Kopfregion lassen sich Schuppen feststellen, die dem Schultergürteltyp angehören. Sie füllen die Unregelmäßigkeit der dreieckigen Form der Kopfregion und der Störungen, die durch den Ansatz der Brustflossen vorhanden sind, aus. Die Zwischenräume werden durch die übrigen Typen in bereits erwähnter Weise gefüllt. Der Hexagonaltyp kann in einigen Fällen von 2 Rhomboidschuppen abgelöst werden, deren Oral- bzw. Caudalrand formenrichtig aneinander passen.

Die Schuppen der Brustregion:

Die Ausbildung der Schuppen in dieser Region folgt ähnlichen Gesetzmäßigkeiten, wie sie schon bei der Kopfregion näher besprochen wurden. Die Mittelschuppen sind teils Rhomboidschuppen, teils Hexagonalschuppen. Auch in der ersten, zweiten und dritten Zeile der Seitenlinie befinden sich ähnliche Rhomboidtypen. Am Flossengrund der Bauchflosse herrschen Ellipsentypen und auch Schultergürteltypen vor.

Die Schuppen der Bauchregion:

Hinter der Bauchflosse ist nun eine gewisse Gesetzmäßigkeit im Beschuppungsbild eingetreten. Zunächst findet man am Flossengrund den Schultergürteltyp, und im weiteren Verlauf jeweils abwechselnd 2 Ellipsentypen, auf jeder Körperseite eine Schuppe der entsprechenden Form, und am Mitteltyp die Ellipsenform. In der Gegend des Afters sind die Schuppen wieder relativ klein und zeigen Ellipsenform.

In den meisten Fällen liegt der Ursprung des Schuppenwachstums etwa in der Mitte der Schuppe. Doch kann nur auf Grund vorhandener Skleridien und des Verlaufes der Radien das Wachstumszentrum ermittelt werden. Es sind dies Schuppenformen verschiedenster Typen, die bei oberflächlicher Betrachtung als Regenerate gedeutet werden könnten. Doch unterscheiden sie sich von diesen im wesentlichen dadurch, daß einmal die Skleridien unregelmäßig, also nicht der Schuppenform entsprechend, abgenützt sind, und sodann dadurch, daß die Radien auch innerhalb des strukturlosen Zentrums weiterlaufen.

Teichkarpfen

Mit der vorhergehenden Besprechung der Schuppenform sollte erreicht werden, den Übergang von einem Typus in den anderen fortlaufend zu verfolgen, um so ein Bild von den Zusammenhängen der verschiedenen Schuppentypen zu geben.

Beim Vergleich des Beschuppungsbildes von Fluß- und Teichkarpfen erscheint es unnötig, auch den Teichkarpfen noch einmal in derselben Weise zu besprechen. Vielmehr sollten die wesentlichsten Unterschiede und Übereinstimmungen, die beim Vergleich von Teich- und Flußkarpfen auftreten, ergänzt werden.

Die Aufeinanderfolge der einzelnen Schuppentypen ist auch vom Teichkarpfen in einer Tabelle zusammengestellt. Der Verteilungsplan dieser Schuppenformen am Fischkörper ist aus den beigegeführten Schemata ersichtlich. Auch sind die wesentlichsten Befunde bereits bei der Besprechung dieser Abbildungen berücksichtigt worden.

Mit der größeren Körperhöhe des Teichkarpfens erscheinen wesentlich mehr Schuppen normal ausgebildet. Darüber hinaus ist es die größere Körperhöhe, die einmal den Flußkarpfen vom Teichkarpfen unterscheidet, und zum andern auch auf die Ausbildung der Schuppen ihren Einfluß ausübt. Im gesamten erscheinen die Schuppen besonders der vorderen Körperhälfte oberhalb der Seitenlinie sehr breit. Man gewinnt den Eindruck, als ob diese Schuppen die enorme Körperhöhe durch ein starkes Breitenwachstum ausgleichen müßten. Die genauen Maßtabellen sind zum Vergleich im Anhang beigegeführt. Das Vorkommen von Rhomboidschuppen beim Teichkarpfen, sowohl der ventral wie auch der dorsal begünstigten Form, entspricht im wesentlichen den Verhältnissen beim Flußkarpfen. Die Ausbildung eines abgeschnittenen Lateralrandes ist beim Teichkarpfen auf die hintere Körperhälfte beschränkt. Es wird dadurch der Eindruck verstärkt, da es für die Bildung dieses Randes zwei Erklärungsmöglichkeiten gibt: Die eine ist die relative Zunahme der Körperwölbungsflächen im Schwanzstiel des Teichkarpfens und eine dadurch begünstigte Randscheuerung der Schuppen in diesem Abschnitt. Die andere Möglichkeit ist, daß die Schuppen infolge der größeren Körperhöhe im vorderen Abschnitt sich ungehemmt in die Breite entwickeln können.

Das Vorkommen der anderen Schuppentypen wie Wölbungs-, Mittel-, Hexagonal- und Füllschuppenformen entspricht auch beim Teichkarpfen dem Auftreten dieser Formen beim Flußkarpfen.

c β)

Tabelle IX
Verteilung der Schuppenformen (Flußkarpfen Nr. 729, K₂)

Reihe	Schulter- gürteltyp	Normal- typ	Rhomboid- typ	Hexagonal- typ	Füll- schuppen	Ellipsen- typ	Mittel- typ	Wölbungs- typ	Trapezoid- typ	Übergangs- formen	pathogene Typen
SL	1/2	4-13	14-18/24-31	19-23/32-35	38/39	—	—	—	—	3/6/36/37	—
AO	1	3-12	31-38	13-25	41	—	—	—	—	2/26-30/39/40	26-30
BO	1/2	5-12	32-33	13-26/34-36	37	—	—	—	—	3-4	27-31
CO	1	3-11	25-27/29-37	13-24	38	—	—	29-37	—	2	28
DO	1/30	7-9	—	10-16/20-26	—	29	31-38	3-6	—	2	17-19/28
EO	1	—	7-9	—	—	10-24	—	—	—	—	3/16-18
FO	—	—	—	—	—	3-33	1/2	—	—	—	—
AU	1/2	3-14	20-32	15-19/33-34	37	—	—	—	—	35/36	—
BU	1/2	4-9	13-29	10-14/30	34/35	—	—	—	—	31-33	3
CU	1 2	3-4	5-12/18-22	13-17	33	—	—	23-28	—	29-32	—
DU	1/2/26	—	4/11-25	5-10/30-32	39	27-29/33/34	35-38	—	—	3	—
EU	1/19-21	—	2/6-10/11-14	3-6/15-18	—	22/23	—	—	—	—	—
FU	1/2/9/12	—	7-8/13-14	3-6/15-21	—	10/11/22-26	—	—	—	—	—
KR	13/16/21/26 23-35 37-38	—	3/5/12/15/19/24 29-32/41	8/25/28	—	1/2/9-11/17/20 26/36/40/42/43	—	—	4/6/7/14/18/22 23/27/39	—	—
BrR	1-3/5/36/40	—	4/6-14/16-19 21/23-34 39	22/35/38	—	15/20/37/41/42	—	—	—	—	—
Bar	1/3	—	2/11/13-15 18/25/26	4-10/16/19/20 22/23	—	12/17/21/24 27-30	—	—	—	—	—

Tabelle X
Verteilung der Schuppenformen (Teichkarpfen Nr. 202, K₂)

Reihe	Schulter- gürteltyp	Normal- typ	Rhomboid- typ	Hexagonal- typ	Füll- schuppen	Ellipsen- typ	Mittel- typ	Wölbungs- typ	Trapezoid- typ	Übergangs- formen	pathogene Typen
SL	1/2	3-18	19-30	31-34	37	—	—	—	—	35-36	—
AO	1/2/36	3-24	25-32	33-35	37/38	—	—	—	—	—	—
BO	1/2	3-24	30-34	—	37/38	—	—	—	—	25-29/35/36	—
CO	1	2-26	27-33	34/36/38	41-43	—	—	35/37/39/40	—	—	—
DO	1-3/30-32	6-23	24-26	—	—	27-29/40/41	33-39	—	—	4/5	—
EO	8	11/12	1-4/10/13	—	—	14-16	5	6/7/9	—	—	—
FO	—	—	—	—	—	7-18	1-3	4-6	—	—	—
AU	1	2-16	17-29	30-33	35	—	—	—	—	34	—
BU	1/2	3-16	17-31	32-33	35	—	—	—	—	34	—
CU	1/2	3-10	11-28	—	34/35	—	—	29-33	—	—	—
DU	1/2/22/23/25	3-9	10-21	—	35	24	28-32	—	—	—	—
EU	1	—	2/4-7/10-17	3/8-9/18-19	—	20-22	—	—	—	—	—
FU	1/2/9-11	—	5-8	3/4/12-19	21	20	—	—	—	—	—
KR	8/11/29/38	—	3/6/7/27	13/15/20/24	—	1/2/19/25/28	—	—	4/5/9/10/12/14 16-18/21-23	—	—
				30-34/37	—	35/36	—	—	26/46	—	—
				39-45/47	—	—	—	—	2/14/18/25	—	—
Brr	—	—	5/6-13/15-17 19-24	3/4	—	1/26	—	—	—	—	—
Bar	12	—	—	3-11	—	—	—	—	—	—	—

Der Vergleich zwischen Fluß- und Teichkarpfen hinsichtlich der Ausbildung und Verteilung der einzelnen Schuppenformen ergibt also eine weitgehende Übereinstimmung. Die vergleichende Untersuchung sowohl der Flußkarpfen untereinander wie auch der Teichkarpfen untereinander, zeigte noch deutlicher, wie gleichartig die Verhältnisse innerhalb eines Karpfentyps liegen. Es genügte deshalb, die eingehende Besprechung jeweils auf einen Fisch zu beschränken, dessen Zahlenwerte als der Norm gleichwertig betrachtet werden können.

In Tabelle IX sind zunächst die Daten für den Flußkarpfen festgehalten. Von der Seitenlinie (SL) ausgehend, sind die Reihen oberhalb der Seitenlinie fortlaufend von der ersten Reihe (AO) bis zur sechsten Reihe (FO) mit Buchstaben benannt. Zur Unterscheidung von den Reihen unterhalb der Seitenlinie (U) wurde als zweiter Buchstabe den Reihen oberhalb der Seitenlinie ein O angefügt. Die Regionen auf der Bauchseite des Fisches wurden mit KR (Kopfregion), BrR (Brustregion) und BaR (Bauchregion) bezeichnet. Da die Schuppen vom Schultergürteltyp bis zum jeweiligen hinteren Ende der Reihe fortlaufend numeriert wurden, und diese Schuppennummern die in der Tabelle angeführten Zahlen darstellen, ist nicht nur das mengenmäßige Auftreten eines Schuppentyps in der Reihe zu ersehen, sondern gleichzeitig seine Lage charakterisiert.

In Tabelle X sind die Einzelheiten für den Teichkarpfen in gleicher Weise festgehalten.

Lebenslauf

Am 12. 1. 1927 wurde ich, Walter Dürr, als Sohn des Bäckermeisters Karl Dürr und seiner Ehefrau Emma, geb. Barth in Bad Wimpfen am Neckar geboren. Ostern 1933 trat ich in die Grundschule zu Bad Wimpfen ein, von der ich 1937 in die Oberschule für Jungen dortselbst überwechselte. Nach der 5. Oberschulkklasse trat ich in die Karlsruherschule Heilbronn ein, von der ich 1943 als Luftwaffenhelfer eingezogen wurde. Hierauf folgte eine Dienstzeit beim RAD und bei der Wehrmacht sowie eine kurze Gefangenschaft.

Für das Wintersemester 1946 immatrikulierte ich mich an der T. H. Stuttgart und legte dort auf Grund meines Reifevermerks die notwendig gewordene Ergänzungsprüfung ab. Während des Studiums an der T. H. Stuttgart erlernte ich im Rahmen einer vorgeschriebenen Wiederaufbauhilfe den Taucherberuf. Nach Beendigung des Wintersemesters 49/50 wechselte ich von dort als Doktorant von Herrn Prof. Dr. M. Rauther wegen des gestellten fischereilichen Themas (Untersuchungen über die Altersbestimmung des Flußbarsches) ins Institut für Seenforschung und Seenbewirtschaftung der KWG nach Langenargen/Bodensee über. Bis zum Ableben meines Doktorvaters arbeitete ich hier an meiner Dissertation und gewann darüber hinaus Einblick vor allem in die Probleme und Methoden der Seenfischerei und Gewässerkunde. Auf Grund meines Taucherberufes gelang es dort ferner, hinsichtlich der Methoden Verbindungsmöglichkeiten zwischen beiden Arbeitsgebieten zu finden. Zum Wintersemester 52/53 immatrikulierte ich mich an der Universität München, um anschließend an meiner Dissertation im Institut für Seenforschung weiterzuarbeiten. Diese Untersuchungen konnten jedoch nicht abgeschlossen werden, da es nicht gelang, einen an diesem Thema interessierten Fachwissenschaftler zu gewinnen. Im November 53 immatrikulierte ich mich schließlich an der Universität Erlangen, wo mir das freundliche Entgegenkommen von Herrn Prof. Dr. Wunder und Herrn Prof. Dr. Stammer die Bearbeitung und den Abschluß der vorliegenden Untersuchungen am Karpfen ermöglichte.

